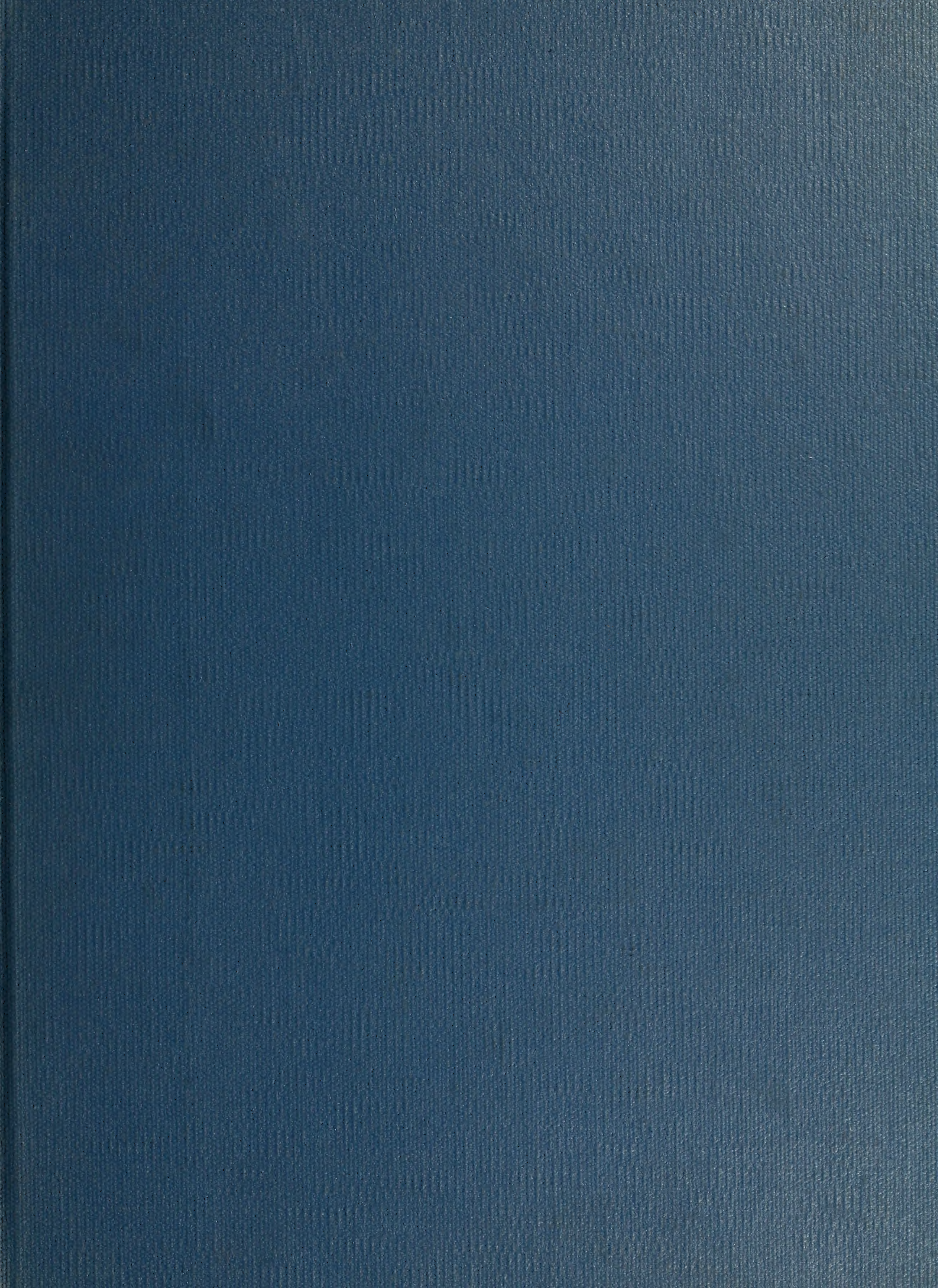


FAUNA UND FLORA

DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER

ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

34. MONOGRAPHIE:

ECHIURIDEN

VON

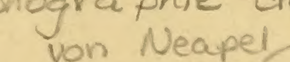
FRITZ BALTZER

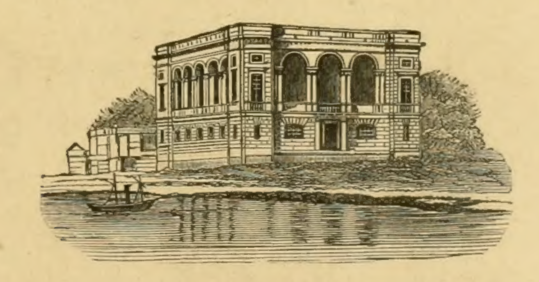
I. TEIL: ECHIURUS ABYSSALIS SKOR.

MIT 12 TAFELN UND 8 TEXTFIGUREN

(AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL UND DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT WÜRZBURG)

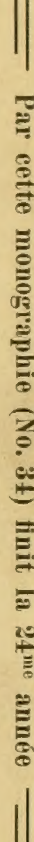
Monographie der Echiuriden des Golfes von Neapel





BERLIN
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
1917

~~Bezugspreis im Abonnement jährlich 50 Mark. Einzelpreis 65 Mark~~



FAUNA UND FLORA

DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER

ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

---

34. MONOGRAPHIE:

ECHIURIDEN

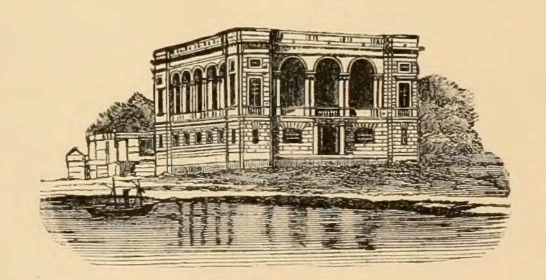
VON

FRITZ BALTZER

I. TEIL: ECHIURUS ABYSSALIS SKOR.

MIT 12 TAFELN UND 8 TEXTFIGUREN

(AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL UND DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT WÜRZBURG)



BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1917

Subscriptionspreis bei Entnahme von 5 Jahrgängen jährlich 65 Mark

MONOGRAPHIE

DER

ECHIURIDEN DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER

ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE

VON

FRITZ BALTZER

I. TEIL: ECHIURUS ABYSSALIS SKOR.

MIT 12 TAFELN UND 8 TEXTFIGUREN

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

(AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL UND DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT WÜRZBURG)



BERLIN
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
1917

Ladenpreis 65 Mark

Vorwort.

Nachdem ich mich seit 4 Jahren mit Untersuchungen zu einer Monographie der Echiuriden für die Fauna und Flora des Golfes von Neapel beschäftigt habe, übergebe ich nun den I. Teil, die Beobachtungen über den Neapler *Echiurus*, der Veröffentlichung. Wie der Leser leicht erkennen wird, liegt das Hauptgewicht auf der entwicklungsgeschichtlichen Seite. Einesteils erschienen die jungen Larvenstadien interessant. Ich bin bei ihnen zu anderen Ergebnissen gekommen, als die bisherigen Autoren, unter ihnen vor allem HATSCHEK. Anderenteils sind die Zustände der Metamorphose bisher wenig untersucht worden. Ich habe ihnen dementsprechend meine besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Das erwachsene Tier ist bis jetzt nur in wenigen Individuen bekannt geworden. Da mir ein relativ gut erhaltenes Exemplar zur Verfügung stand, konnte ich eine genaue Untersuchung — die erste bisher — durchführen. Obgleich die Unterschiede gegenüber der von SPENGEL ausgezeichnet beschriebenen Spezies *E. echiurus* nicht sehr erheblich sind, glaube ich doch, eine genaue Beschreibung der Mittelmeerspezies werde, da das Tier bisher so selten gefunden wurde, nicht überflüssig sein.

Der Leser wird wahrscheinlich eine breitere Berücksichtigung der umfangreichen Anneliden-Literatur vermissen. Es ist klar, daß diese bei einer gründlichen Untersuchung über die Echiuriden herangezogen werden muß. Ich habe mich in der vorliegenden Arbeit auf die Mitteilung der Beobachtungen an *Echiurus* und auf die zunächst liegenden Vergleiche beschränkt. Denn es wird diesem I. Teil in 1—2 Jahren ein zweiter über die Gattung *Bonellia* folgen, für den ein großes Material an Beobachtungen und experimentellen Tatsachen bereits gesammelt ist. Dann werden mehrere Fragen, vor allem diejenige der Verwandtschaft, auf breiterer Grundlage erörtert werden können; damit wird auch die Literatur zu größerem Rechte kommen. — Immerhin möchte ich hervorheben, von welch großer Bedeutung mir SPENGELS klassische Arbeit „Über die Organisation des *Echiurus Pallasii*“

gewesen ist. Sie hat — obgleich über 30 Jahre alt — an Richtigkeit kaum etwas eingebüßt und war mir fortwährend eine unentbehrliche Grundlage.

Die Reihe derer, die mich während meiner Arbeiten unterstützt haben, ist naturgemäß nicht gering. Vor allem bin ich Herrn Geheimrat J. W. Spengel und den Herren Dr. R. Gast und Dr. Cerutti zu Dank verpflichtet. Von Herrn Geheimrat Spengel wurde mir Material der Spezies *Echiurus echiurus* überlassen. Herrn Dr. Gast in Neapel verdanke ich das bisher einzige gut erhaltene, erwachsene Exemplar der Neapler *Echiurus*-Spezies. Herr Dr. Cerutti hat zu wiederholten Malen für mich Larvenmaterial gesammelt und konserviert. — Herrn Geheimrat Boveri, der mir im Laufe der Untersuchung manchen Rat und manche Anregung gegeben hat, vermag ich leider, da er vor Jahresfrist gestorben ist, nicht mehr zu danken. — Herr Dr. J. Gross, der mich bei den Korrekturen unterstützte, sage ich ebenfalls meinen besten Dank.

Die Arbeit ist zur Hälfte in Neapel, zum Teil im Würzburger zoologischen Institut und zu einem kleinen Teil in Messina durchgeführt worden. Sie hat mir einen zweijährigen, höchst anregenden und genußreichen Aufenthalt in der Neapler Station und damit an der Meeresküste verschafft. Dafür dem Leiter, Herrn Prof. R. Dohrn meine Dankbarkeit auszusprechen, ist mir eine herzliche Freude. Ich habe während des größten Teiles dieser Zeit den Schweizerischen Tisch an der Neapler Station innegehabt. Der Kommission, die über die Besetzung zu walten hat, und dem Eidg. Departement des Innern sage ich dafür meinen aufrichtigen Dank. — Die Stationsleitung hat mir außerdem die Möglichkeit gegeben, eine kürzere Zeit in Messina-Ganzirri an der Stazione thalassographica zu arbeiten. Herrn Prof. Raffaele in Palermo und dem Direktor der Station, Herrn Prof. Sanzo, bin ich für die bereitwillige und freundliche Aufnahme in hohem Maße verpflichtet.

F. Baltzer.

Inhaltsverzeichnis.

Das Inhaltsverzeichnis gibt zugleich eine Zusammenstellung der Resultate. Auf ausführlichere Zusammenfassungen im Text ist durch fetten Druck hingewiesen. Zur Erleichterung der Orientierung sind jeweilen die in Betracht kommenden Figuren aufgezählt.

Zweiter Teil: Die systematische Stellung des Neapler Echiurus.

Zweite Abteilung: Die Larve.

Erster Teil: Notizen über das Auftreten der Larven im Neapler Golf und bei Messina. Notizen über Zuchtversuche.

Erste Abteilung: Das erwachsene Tier.

Historisches.

Ich brauche bei der Besprechung der Echiuriden-Literatur nicht weit auszuholen, da sich historische Übersichten bereits in den Werken mehrerer früherer Autoren befinden. Es mag genügen zu erwähnen, daß *Echiurus* und mit ihm der erste Vertreter der Echiuriden überhaupt, zuerst von Pallas (1766, 1774) beschrieben wurde, und zwar unter dem Namen *Lumbricus echiurus.* Er ist die an der belgischen Küste und der Nordsee überhaupt häufig vorkommende Echiuriden-Spezies. Sie führte bis vor kurzem den Namen *Echiurus Pallasii* und heute den Namen *Echiurus echiurus* (Pall.) und ist auch diejenige Form, deren Untersuchung durch zahlreiche Autoren uns die meiste Kenntnis der Gattung *Echiurus* geliefert hat. Die Arbeiten von E. Forbes und J. Goodsir (1841) und die umfangreiche Echiuriden-Monographie von R. Greef (1879) mögen besonders genannt sein. Greef gibt auch eine ausführliche und kritische Übersicht der bis 1879 erschienenen Literatur (l. c. S. 11—32), auf die ich verweise. Ich habe der Vollständigkeit halber die von ihm angegebene Literatur, besonders, soweit sie von *Echiurus* handelt, auch in mein Literaturverzeichnis aufgenommen. Greefs Monographie waren vier kleinere Berichte (1872, 1874, 1877, 1879) desselben Autors vorausgegangen. Fast gleichzeitig mit ihr erschien die ganz außerordentlich sorgfältige, man kann sagen, klassische und heute noch vollständig gültige Arbeit J. W. Spengels (1880) über die Organisation von *Echiurus echiurus.* Von den späteren Autoren sei hier namentlich auf M. Rietsch (1886)*) und — für unsere Neapler Form wichtig — auf Skorikow (1905, 1909) und die beiden neuerdings erschienenen Arbeiten Spengels (1912a, 1912b) hingewiesen, von denen besonders die eine Spengelsche Schrift (1912b), welche eine Revision der *Echiurus*-Systematik enthält, meine Aufgabe sehr erleichterte. Wir finden in ihr auch eine vollständige Übersicht der über *Echiurus* handelnden systematischen Schriften bis 1912. Ferner haben v. Drasche (1880, 1881), Jameson (1899), Embleton (1900) und Seitz (1907) über die Organisation von Echiuriden geschrieben.

*) Auch Rietsch gibt eine ausführliche Kritik der bis 1886 erschienenen Arbeiten.

Ihre Schriften beziehen sich jedoch alle nicht auf das Genus *Echiurus* selbst*). Im übrigen verweise ich auf das Literaturverzeichnis der vorliegenden Arbeit, welches die sämtliche auf *Echiurus* bezügliche Literatur enthält.

Über die systematische Beziehung des Neapler *Echiurus* zu dem in der Nordsee vorkommenden *E. echiurus* werden wir in einem besonderen Abschnitt des entwicklungsgeschichtlichen Teiles handeln. Hier sei jedoch vorausgeschickt, daß nach den Angaben Skorikows und Spengels sowie meinen neu dazukommenden Beobachtungen die Neapler Form von *Echiurus echiurus* verschieden ist und als besondere Spezies betrachtet werden muß. Ich werde daher den von Skorikow (1905) aufgestellten Namen E. abyssalis verwenden, weise aber darauf hin, daß die Unterschiede gegenüber E. echiurus weiter gehen, als Skorikow selbst beschrieben hat.

Erster Teil: Die Organisation des erwachsenen Echiurus abyssalis.

Bis jetzt sind, wie im systematischen Teil (S. 45ff.) noch ausgeführt werden soll, nur vier Exemplare des im Mittelmeer lebenden *Echiurus abyssalis* Skor. gefangen worden, und zwar drei im Golf von Neapel und eines bei den Balearen. Über die beiden ersten in Neapel gefangenen Tiere hat Lo Bianco (1903) in seinem Bericht über die Resultate der Fahrten des »Puritan« Angaben gemacht. Das dritte Tier hat Herr Dr. R. Gast erbeutet bei Gelegenheit eines Schleppnetzzuges auf Schlammgrund von ca. 300 m Tiefe halbwegs zwischen Neapel und Capri. Über das bei den Balearen gefangene Tier berichtet Sluiter (1912). — Mir hat nur das von Herrn Dr. Gast gefangene Exemplar, ein geschlechtsreifes ♀, zur Untersuchung vorgelegen. Es wurde in Formol konserviert, war leidlich gut erhalten und besonders in den wichtigen Teilen, dem Vorder- und Hinterende, noch völlig intakt.

Ich schicke der ausführlichen Beschreibung der einzelnen Organe einen kurzen Überblick über die innere Organisation voraus:

E. abyssalis besitzt einen wurstförmigen Rumpf, der hinten den After trägt und ein geräumiges Cölom enthält, in dem, nach außen durch die dünne Körperwandung verschwommen sichtbar, die inneren Organe liegen. Das Vorderende geht in den schaufelförmigen Kopflappen** über, in dessen Wurzel der Mund liegt. Dem Rande des Kopflappens entlang verläuft die Schlundkommissur, deren beide Arme sich dicht hinter dem Munde vereinigen. Das Bauchmark verläuft von der Vereinigungsstelle in der ventralen Mediane bis zum After. Zu beiden Seiten von ihm liegen ziemlich weit im Vorderende die beiden Bauchborsten.

---

*) Der *Echiurus unicinctus* der Arbeiten von Drasches (1880 und 1881) und Embletons wurde seither als neues Genus *Urechis* abgetrennt (Seitz 1907).

**) Nur am jungen Tier beobachtet.

Etwas weiter hinten finden sich mit auf der Ventralseite und symmetrisch zum Bauchmark gelegenen Mündungen zwei Paare sackartiger Nephridien. Das Hinterende des Körpers trägt zwei Kränze Analborsten. Der Darm verläuft ziemlich gerade oder mit geringen Schlingen (das Tier war in der Mitte unvollständig) durch den ganzen Körper. Das Blutgefäßsystem besteht aus einem dem Bauchmark entlang laufenden ventralen Längsgefäß, mehreren Kopflappengefäßen und einem mit dem Darm in Beziehung stehenden Gefäßkomplex. Der vorderste Teil der Leibeshöhle ist durch eine dünne Membran, das Diaphragma, nach hinten unvollkommen abgegrenzt. Hinten im Rumpfe liegen 2 Analschläuche und das unpaare Geschlechtsorgan.

I. Äußere Morphologie.

Das erwähnte Exemplar ist in Fig. 1 in Ansicht von der Bauchseite abgebildet. Die Farben sind die des Formolpräparates. In der Zeichnung sind nur Vorder- und Hinterteil ausgeführt. Ein Teil des mittleren Stückes, das nur im Umriß angegeben ist, wurde beim Fange stellenweise beschädigt. Die Vergrößerung ist 9fach. Die Länge des Tieres beläuft sich in der Zeichnung, dem Bauchmark entlang gemessen, auf 28, die wirkliche Länge somit auf stark 3 cm. Dies deckt sich mit dem, was Skorikow (1905) und Spengel (1912b) an den beiden anderen Neapler Exemplaren beobachtet haben. Skorikow (l. c. S. 219) gibt für das größere Tier eine Länge von 2,8 cm an. Alle diese Individuen sind geschlechtsreif (siehe Spengel 1912b, S. 198 und diese Untersuchung S. 43 ff.).

In Fig. 2 ist die Abbildung reproduziert, die bereits Lo Bianco (1903) veröffentlicht hat. Es ist die nach dem lebenden Objekt angefertigte Abbildung eines der vom Puritan gefangenen Exemplare. Man sieht, daß die Farbe meines Formolexemplars abgeschwächt ist. Die natürliche Färbung ist ein ins Goldgelbe gehendes stärkeres Gelbbraun, wie es ähnlich auch *Echiurus echiurus* besitzt (vgl. Greef, 1879, Fig. 1 und 3).

Der Charakteristik der zwei abgebildeten Tiere ist vorauszuschicken, daß beiden der Kopflappen fehlt. Dies geht für Fig. 1 aus dem Studium der Schnittserie, in die das Tier nach der Totaluntersuchung zerlegt wurde, hervor, und zweifellos zeigt auch Fig. 2 gleiche Verhältnisse, wie schon aus der Form des Vorderendes sowie aus dem Abstand, den die Bauchborsten von diesem haben, mit Sicherheit geschlossen werden kann, und wie auch bereits Spengel dargelegt hat (1912b, S. 197), der die Reste der beiden Tiere des Puritan untersuchte.

Unsere hier abgebildeten Tiere besitzen, was sofort in die Augen fällt, zahlreiche Papillen, und zwar größere und kleinere, für deren Anordnung die genauere Fig. 1 maßgebend ist. Sie liegen wie bei *E. echiurus**) in Ringen, die wir nach der Papillengröße in Hauptringe und Zwischenringe unterscheiden wollen. Jedoch ist, weil die kleineren Papillen der Zwischenkränze allmählich heranwachsen, der Unterschied nicht überall deutlich.

---

*) Siehe Greef 1879, S. 44 und Spengel 1880, S. 464.

Über die bei *E. abyssalis* auffallende Größe der Papillen hat bereits Skorikow (1905) Angaben gemacht: »Es fällt«, sagt er (S. 220), »bei dem mittelländischen *Echiurus* in die Augen, daß die in etwas auseinander gerückten Querringen gelagerten Hautwarzen so groß sind, daß diese Ringe an der feinkörnigen Haut scharf hervortreten«. Da jedoch solche große Papillen »auch bei den jungen Exemplaren des *E. echiurus* beobachtet werden« (ib.), und da der Autor annahm, die Exemplare des Puritan seien entsprechend ihren geringen Dimensionen junge Individuen, legte er diesem Merkmal keinen besonderen Wert bei. Seither aber hat sich, wie oben erwähnt, herausgestellt, daß die kleinen Neapler *Echiuri* geschlechtsreif sind; damit erhält dieses Merkmal erhöhte Bedeutung, denn erwachsene Exemplare des *Echiurus echiurus* besitzen relativ viel kleinere Papillen (man vergleiche Greef 1879, Fig. 1 und 3, Spengel 1880, Fig. 3 und 5).

Ich muß auf die Anordnung der Papillenringe etwas näher eingehen, da sie als Reminiszenz einer verloren gegangenen Anneliden-Segmentierung aufgefaßt worden sind, wodurch sie einige Bedeutung beanspruchen, und da sie andererseits, wie wir sehen werden, Hinweise auf das Wachstum des Tieres geben.

Die Zahl der Hauptkränze beträgt bei unserem Exemplar mindestens 26*). Ganz sicher ist unsere Zählung nicht, da die Feststellung der Kränze im zerrissenen Mittelstück ungewiß war; aber die Zahl 26 bezeichnet den Minimalwert. Über die Zählung geben die römischen Ziffern bei Fig. 1 Aufschluß, welche die Hauptpapillenkränze bezeichnen. Skorikow (1905, S. 220) gibt für *E. abyssalis* 28—30 an und hat damit naturgemäß nur die Hauptringe gezählt. Für uns ist wesentlich, daß auch dieser Minimalwert des erwachsenen Tieres beträchtlich höher ist, als die Zahl der Hauptringe am jungen, eben erst fertig verwandelten Neapler Individuum, wie eines in Fig. 4 abgebildet ist. Diese beträgt nach meinen Beobachtungen höchstens 16, nach Hatschek 19**).

Die Zwischenkränze sind in Fig. 1 durch arabische Buchstaben gekennzeichnet. Das Bild zeigt, daß zwischen den Hauptringen *I* und *II* drei Zwischenringe, *a*, *b*, *c* liegen, wovon der mittlere (*b*) die größten Papillen besitzt, die jedoch immer noch merklich hinter den Maßen der Hauptpapillen zurückbleiben. Ähnliches gilt für die Intervalle *II/III* und *IV/V*. In anderen Intervallen (als Intervall bezeichnen wir den Zwischenraum zweier aufeinanderfolgender Hauptringe) dagegen sind nur zwei oder auch nur ein Zwischenkranz eingeschaltet. Wieder in anderen, mehr gegen die Mitte zu, wo die Papillen auch etwas kleiner sind (*XI/XII*), ist die Anordnung der Papillen nicht streng. Man kann sie wohl bestimmten Kreisen zurechnen; sie sind aber ziemlich unregelmäßig zerstreut. Die Zwischenkränze am Hinterende sind besser aus Fig. 6 zu erkennen. (Die Analyse ist durch die Kontraktion des Körperendes erschwert.) Zwischen jeden Hauptkranz ist, abgesehen von Intervall *XXV/VI*, je ein Zwischenkranz eingeschoben.

Das Resultat dieser Beschreibung ist nach dem Gesagten folgendes: Der Körper des erwachsenen *Echiurus abyssalis* trägt mindestens 26 Kränze von großen Papillen, zwischen

*) Bei *E. echiurus* beträgt sie 21—23 (Greef 1879, S. 138) oder 20—23 (Spengel 1880, S. 464).

**) Vergl. 2. Abteilung (Entwicklungsgeschichte), Abschnitt IV. A.

denen jeweilen ein bis drei Kränze kleinerer Papillen in mehr oder minder deutlicher Anordnung eingeschaltet sind. Sind es drei, so sind die Papillen des mittleren Zwischenkreises größer, als diejenigen des ersten und zweiten.

Bei Untersuchung mit starker Vergrößerung zeigte sich, daß noch Anlagen von Papillen weiterer Zwischenkränze vorhanden sein können, die nur wegen ihrer Kleinheit bei schwachen Vergrößerungen, wie sie bei Fig. 1 und 3 angewendet wurden, nicht wahrnehmbar waren. Es wurde aus einem Stück Hautmuskelschlauch der Körpermitte ein Flächenpräparat gemacht und in Fig. 11 gezeichnet. Während bei geringer Vergrößerung in dieser Gegend nur einer, höchstens zwei Zwischenkränze zu sehen sind, entdeckt man am Flächenpräparat mit stärkeren Linsen auch dort meistens die Anlagen von drei Zwischenringen in verschiedenen Größenstufen: Fig. 11, *zwr*, *zwr'*. Manche der kleinsten Papillen bestehen erst aus wenigen Zellen. Es ist nach diesem Befund anzunehmen, daß am ganzen Körper*) kontinuierlich neue Papillenringe angelegt werden, deren kleine Papillen sich allmählich vergrößern und dadurch zu Hauptpapillen werden. Es wird offenbar auf diese Weise die Zahl der Hauptpapillenringe vermehrt.

Nach den Papillenringen läßt sich die Lage der übrigen äußerlich sichtbaren Organe unseres Tieres bequem bestimmen. Es sind einerseits die beiden ventralen (Fig. 2. *vb*), andererseits die analen (*ab*), in Kränzen stehenden Borsten, ferner die Mündungen des Darmes und der Nephridien (Fig. 1. *ut*), deren *Echiurus* zwei Paare besitzt. Die Borsten liegen im 4. Hauptring. Dicht hinter dem mittleren Zwischenkranz des Intervalls *IV/V* liegen die Mündungen des vorderen, dicht hinter dem Hauptkranz *VI* diejenigen des hinteren Nephridienpaares. (Man vergleiche dafür Fig. 3, wo die innere Organisation in die äußeren Umrisse eingetragen ist.)

Diese Lagerungsverhältnisse, über die Skorikow und Spengel für *E. abyssalis* noch nicht berichtet haben, stimmen mit denjenigen des *Echiurus echiurus* ziemlich überein. Dort liegen die Austrittstellen der Bauchborsten nach Greefs Bildern (1879, Fig. 1 und 3) und Spengels Angaben (1880, S. 472) in oder dicht vor dem dritten Hauptpapillenring. Fig. 1 unserer Form stimmt damit überein, allerdings nur, wenn man den vordersten Ring, der in unserer Fig. 1 mit *I* bezeichnet ist, als Zwischenring und nicht als Hauptring betrachtet. Man wird dies nach der Größe der Papillen tun dürfen, die hinter derjenigen der folgenden Ringe in der Tat zurücksteht. Ich habe ihn jedoch als Hauptring bezeichnet, da er von dem nächstfolgenden Hauptringe den gleichen Abstand hat, den die Hauptringe sonst auch ungefähr innehalten, und weil in das Intervall *I/II* auch schon die typischen drei Zwischenringe eingeschaltet sind (siehe meine Fig. 1). Die Mündungen der Nephridien liegen bei den Bildern Greefs etwas verschieden. Das vordere Paar mündet bei seiner Fig. 3 im Intervall *III/IV*, bei seiner Fig. 1 dagegen in *V/VI*, das hintere Paar mündet im fünften Ring bei Fig. 3, dagegen im Intervall *VI/VII* bei Fig. 1. Ähnliche Angaben macht auch Spengel (1880, S. 520). Diese Varianten zeigen,

*) Das genau untersuchte Flächenpräparat ist umfangreicher als die gegebene Zeichnung Fig. 11 und enthält sieben Hauptringe.

daß schon innerhalb der nämlichen Spezies die Lage der Mündungen verschieden sein kann, und um so weniger sind die relativ geringen Abweichungen sowohl hier, wie bei den Borsten, gegenüber unserer Form zu bewerten. Andererseits aber ergibt sich auch hieraus wieder, daß die Zahl der Hauptpapillenringe offenbar keine konstante ist. — Als ein weiteres Organ läßt sich von außen in Fig. 1 und 2 das Bauchmark wahrnehmen, ein gelblicher durch die Haut durchscheinender Strang (*bm*).

Am Hinterende endlich sind die analen Borsten zu finden, die, wie schon Skorikow für die Neapler Form (1905, S. 221) berichtet hat, in zwei Kränzen stehen, und zwar liegen sie bei unserem Individuum in dem drittletzten (Fig. 6 *XXIV.*) und dem zweitletzten (*XXV.*) Hauptpapillenring. Hinter diesem liegt noch ein Kreis (*XXVI.*) größerer Papillen und dicht am After (Fig. 6, *a*) noch eine Reihe kleinerer Papillen (*XXVIa*).

Die Zahl der analen Borsten beläuft sich auf 8 im äußeren und auf 6 im inneren Ring. An den Abbildungen ist naturgemäß, da sie Seitenansichten sind, diese Zahl nicht feststellbar. Die Schnitte haben jedoch völlig sichere Auskunft gegeben. Skorikow fand (1905, S. 221) »6 [Borsten] in der Innen- und 7 in der Außenreihe«. Bei *E. echiurus* enthält nach Greef (1879) der äußere Kranz in der Regel 8, der innere 7 ausgebildete Borsten (1879, S. 138). Nach Spengel (1880, S. 475) sind die entsprechenden Zahlen außen 5—9, meistens 7 und innen 5—8, meistens 6.

Wie bei *E. echiurus* stehen die Analborsten auch bei *E. abyssalis* nicht in geschlossenen Ringen, sondern in dorsalen $^2/_3$-Bogen. Der Bereich und die Nachbarschaft des Bauchmarks bleibt von Borsten frei. Der After liegt in der Mitte des hintersten Papillenkranzes. Von einer richtigen Mundöffnung kann man bei dem vorliegenden Material nicht reden, da diese selbst im Bereich des Kopflappens gelegen ist, und dieser abgeworfen wurde. Unser *Echiurus abyssalis* gleicht in diesen Verhältnissen durchaus dem *E. echiurus*. Dagegen besitzt das junge Tier (Fig. 4) die normale Mundöffnung.

II. Die innere Organisation.

A. Der Hautmuskelschlauch.

1. Die Haut.

Ich schicke die Spengelsche Beschreibung (1880) des typischen Baues der Haut des *E. echiurus* voraus. Sie stimmt mit der von Greef (1879, S. 42ff.) gegebenen überein.

Die Haut setzt sich, sagt Spengel, »aus drei Schichten zusammen, der Epidermis, einer diese bedeckenden Cuticula und einer nach innen von der Epidermis befindlichen Lage, deren Hauptmasse in einem Bindegewebe besteht und die wohl als Cutis bezeichnet werden darf«*).

*) Sie entspricht der Bindegewebsschicht nach Greef (1879, S. 44).

(S. 463 l. c.). »Die die ganze Epidermis, sowohl auf den Papillen wie zwischen diesen überziehende Cuticula ist . . . vollkommen homogen und strukturlos« (S. 466). »Am Rumpfe ist die Epidermis ein Zylinderepithel« (l. c S. 463). Wir finden in ihr »einzellige Drüsen«. Diese liegen »in Haufen von größeren oder geringeren Dimensionen beisammen, und diese bewirken papillenartige Erhebungen der Haut« (S. 464). Es sind dies die in Ringen angeordneten Papillen, die wir bei der Beschreibung des äußeren Habitus schon erwähnt haben, und auf die wir weiter unten noch zurückkommen werden. Die Cutis bildet am Rumpfe eine zusammenhängende Schicht von wechselnder Mächtigkeit unter der Epidermis. Sie besteht aus einer homogenen, glashellen gallertartigen Grundsubstanz, »in welcher sternförmige Zellen mit etwas länglichen Kernen liegen . . .« (S. 466.)

Mit dieser Beschreibung stimmen unsere Beobachtungen an *E. abyssalis* bis auf wenige Punkte überein. In Fig. 7—9 sind Querschnitte durch verschiedene Stücke der Rumpfwand abgebildet. Sie zeigen uns die gegenüber *E. echiurus* hervorzuhebenden Unterschiede. Die von Spengel gefundenen Schichten sind vorhanden, weichen aber in ihrer Histologie mehr oder weniger ab. Den abweichendsten von Skorikow (1905) und Spengel (1912b) nicht erwähnten Charakter besitzt die Cuticula (cc). Sie bildet nur auf den Drüsenmündungen (Fig. 9, *cc*) einen anliegenden homogenen Überzug. Überall sonst — so in Fig. 7 und 8 — ist sie mit feinsten Fremdkörperchen durchsetzt*), die in Form, Größe und Farbe übereinstimmen mit den feineren Schlammpartikeln des Darminhalts. Außerdem aber liegt sie an meinem Exemplar der Epidermis (ep) nicht dicht an wie bei *E. echiurus*, sondert bildet einen charakteristischen, äußerst reichlich gefalteten Mantel. Nur die zwischen den Falten liegenden Rinnen der Cuticula berühren die Epidermis, welche samt der Cutis sich ihrerseits durch Rinnenbildung der Form der Cuticula mehr oder weniger anpaßt. Man vergl. Fig. 8, die Abbildung eines Schnittes durch das Hinterende des Wurmes. Die Faltenbildung der Cuticula steht offenbar mit der Kontraktionsfähigkeit des Hautmuskelschlauches in Beziehung, da ein Größer- und Kleinerwerden desselben durch tiefere oder flachere Falten ausgeglichen werden kann. Sie sind, wie aus der Regelmäßigkeit, mit der sie oft auftreten, hervorgeht, stabil und kehren offenbar mit jeder Kontraktion des Hautmuskelschlauches in ähnlicher Verteilung wieder. Nach dem Formolpräparat zu urteilen ist die Cuticula ziemlich fest. Man kann sie, ohne daß sie zerreißt, von der Epidermis abnehmen. Mitunter auch löst sie sich von selbst als zusammenhängende Schichte los.

Die übrigen Schichten der Haut entsprechen, wie sich aus Fig. 7 und 8 ergibt, genauer der Spengelschen Beschreibung. Die Unterschiede sind nur quantitativ, in dieser Hinsicht allerdings beträchtlich. Die Epidermis (epd) ist eine ziemlich dünne, kernarme Schicht, die Cutis (cu) meist nur schmächtig (Fig. 7 und 9). Die äußere Ringmuskelschicht schließt nach dem Gesagten ziemlich dicht an die Epidermis an. Nur am Hinterende — von den Papillen abgesehen — ist die Cutis ausgeprägter. Sie bildet hier (Fig. 8) eine nicht unbedeutende Lage zwischen

*) Nach meiner Erfahrung ist dies auch bei *E. echiurus* in gewissem Grade der Fall.

Epidermis und Ringmuskulatur und wird nur dort schwächer, wo die Falten der Cuticula die Epidermis einbuchten.

Die Drüsen der Haut. Bereits Spengel hat genau beschrieben, daß die Drüsen der Epidermis in besonderen, nämlich den oben erwähnten Hautpapillen vereinigt sind und »in die unterliegende Cutis hineinragen« (1880 S. 463). Fig. 9 stellt einen Längsschnitt durch eine derartige Papille unseres Tieres dar. Sie zeigt, in die Cutis (cu) eingebettet, die einzelnen Drüsen, ferner eine Anzahl Ausführungsgänge, die sämtlich an der Kuppe der Papille münden, wo die Cuticula der Epidermis dicht anliegt und die oben erwähnte homogene Struktur besitzt. Eine besondere histologische Untersuchung habe ich nicht ausgeführt; doch gibt unser Objekt, welches hierin günstiger als *E. echiurus* ist, ohne Schwierigkeit einigen Aufschluß. Nach einer von Spengel geäußerten Vermutung bestehen die Papillen aus Drüsen und Sinneszellen. Wir haben nach seiner Ansicht »eine sehr innige Verbindung von becherförmigen Sinnesorganen mit Schleimdrüsen« (S. 465, 1880). Die Verbindung der Drüsen- und Sinneszellen sei aber so dicht, daß es ihm nicht gelang, »die beiden Bestandteile der Papillen gegeneinander abzugrenzen« (S. 466). Wir finden bei *E. abyssalis*, daß die Drüsengänge nicht im Zentrum der Kuppe münden. Vielmehr wird die zentrale Achse der Papille von einem Bündel besonderer Zellen eingenommen. Die Drüsenmündungen stehen im Kreise um das Bündel herum. Schon an dem Präparat der Fig. 9 kann man feststellen, daß das zentrale Bündel (pan) mit dem unter der Papille durchlaufenden Seitennerven (sn) in Verbindung steht. Es besteht darnach, wofür auch der faserige Habitus spricht, aus Nervenfasern. Die Papille hat also zwei Hauptbestandteile, eine zentrale nervöse Achse und einen um diesen gelagerten Drüsenzellen-Komplex. Die Zusammensetzung ist damit der von Spengel bei *E. echiurus* beschriebenen ziemlich ähnlich, und überdies klarer. Noch besser können wir den Bau der Papillen aus diesen zwei Teilen erkennen, wenn wir eine Papille des Vorderendes mit einer solchen des Hinterendes vergleichen. Bei allen Papillen des Hinterendes fehlt, soweit wenigsten das Material meines einen Exemplars reicht, der Drüsenkomplex. Die Papille wird nur von Cutisgewebe ausgefüllt, der zentrale Strang ist jedoch vorhanden: deutlich faserig und nach innen auch deutlich bis in den Seitennerv zu verfolgen. Die Papillen des Hinterendes entsprechen damit einigermaßen, wenn auch nicht völlig, der von Greef (1879, S. 44) für *E. echiurus* gegebenen Beschreibung und ihr Verhalten zeigt außerdem, daß der Nervenstrang gegenüber den Drüsen eine selbständige Bedeutung hat; es liegt durchaus nahe zu vermuten, daß er Sinneszellen an der Kuppe der Papille innerviert, was mit der Deutung als Tastpapillen, die Greef (l. c.) aufgestellt hat, einigermaßen im Einklang steht.

Köpfchenförmige Tastorgane. Vier besondere Bildungen, die bei anderen *Echiurus*-Formen nicht bekannt geworden sind, werden endlich noch am Hinterende wahrgenommen. Dort finden wir im Bereich der mit den Analborsten besetzten Zone auf der Ventralseite in symmetrischer Lage zum Bauchmark (vgl. Fig. 10) zwei Paare eigentümlicher Papillen mit besonderen Köpfchen. In Fig. 1 ist nur das vordere, in Fig. 6 sind beide Paare (*no*) eingezeichnet. Im Schnitt zeigen diese Organe eine charakteristische fächerförmige Struktur.

Ein kombinierter Durchschnitt durch das vordere größere Paar ist in Fig. 10 abgebildet und es ist besonders das eine Organ günstig getroffen und genau ausgezeichnet, so daß man in die Organisation einen ziemlich guten Einblick bekommt. Das Köpfchen trägt eine Anzahl kleinerer Kegel (siehe Fig. 10a), in denen an der Cuticula (*cc*) zahlreiche Fasern von nervenfaserartigem Habitus enden. Die Fasern jedes Kegels laufen, zu einem Bündel vereinigt, durch den Stiel, der das Köpfchen trägt, hinab und vereinigen sich an seiner Basis zu einem starken Nervenfaserkomplex, der seinerseits in den Seitennerven (*sn*) übergeht, welcher am Bauchmark entspringt und nach der Innervierung des beschriebenen Organs an die Papillen des Papillenringes, zwischen denen die beschriebenen Organe stehen, weiterzieht. Es wird dadurch wahrscheinlich gemacht, was auch schon nach dem Habitus zu erwarten ist, daß diese beiden Organpaare modifizierte gewöhnliche Papillen sind. Über ihre Funktion ist naturgemäß nichts festzustellen. Man darf wohl aber vermuten, daß es sich um Tastorgane handelt.

Im Bereich dieser Bildungen erleidet, wie Fig. 10 erkennen läßt, auch die Muskulatur des Hautmuskelschlauches eine Abänderung. Die Ringmuskelschicht ist am Aufbau der Basis, auf der sich das Köpfchen erhebt, beteiligt. Die Längsmuskelschicht verhält sich — von geringer Mächtigkeit an der Basis des Organs abgesehen — wie sonst. Die Schrägmuskelschicht endlich bildet im weiteren Umkreis eine auffallend starke Schicht, an der Basis des Organes selbst aber fehlt sie.

2. Die Muskulatur des Hautmuskelschlauches.

Ich folge wiederum zuerst der Beschreibung Greefs (l. c. S 45) und vor allem Spengels (1880). Die Muskulatur des Hautmuskelschlauchs besteht nach Spengel »aus drei Schichten, in deren jeder die Fasern einen andern Verlauf nehmen. . . Die äußerste Schicht ist aus Ringfasern zusammengesetzt. Nach innen von diesen folgt eine, die drei bis vierfache Mächtigkeit erlangende Schicht von Längsfasern, die parallel der Längsachse des Tieres verlaufen. Die dritte, innerste Schicht, welche an Dicke meist gegen die Ringfaserschicht zurückbleibt, besteht aus Fasern, die schräg verlaufen und zwar vom Bauch und vorn nach dem Rücken und hinten« (S. 468). Die Fig. 7—9 zeigen, daß diese Angaben auch für unser Tier völlig zutreffend sind. Die äußeren Ringmuskeln (*rm*) erscheinen, da es sich um einen Querschnitt handelt, im Längsverlauf, die Längsmuskeln (*lm*) der mittleren Schichten in Querschnitten, und die Muskeln der inneren Schicht (*schm*) verlaufen schräg zur Schnittfläche. Auch die Verhältnisse in der Mächtigkeit entsprechen den Spengelschen Angaben. Innen, an der Schrägmuskelschicht endlich liegt das Peritoneum (*sopl* Fig. 7 und 9) als äußerst dünner, kernarmer Überzug. Außer den vier genannten Figuren gibt auch das in Fig. 11 abgebildete Flächenpräparat des Hautmuskelschlauches eine instruktive topographische Darstellung. Die Muskulatur ist nicht überall gleich eingezeichnet, sondern schichtweise abgedeckt; im untersten Teil der Figur ist in der Nachbarschaft des Bauchmarks nur die mittlere Lage der Längsmuskeln (*lm*), im mittleren

Teil sind die beiden Lagen der Längsmuskeln und Ringmuskeln, im obersten Drittel endlich alle drei Muskelschichten eingezeichnet. Es geht aus dieser Figur klar der schräge Verlauf der inneren Muskelschicht (*schm*) hervor, genau entsprechend Angabe und Bildern, die Spengel (Fig. 17, 1880) gegeben hat. Die Beschreibung, welche Greef (1879) von den Schichten des Hautmuskelschlauches bei *E. echiurus* lieferte, weicht dadurch von der Spengelschen Darstellung ab, als nach Greef die innerste Muskellage aus Ringmuskeln bestehen soll (l. c. S. 42, 45). Unsere Form entspricht in gewissem Umfang auch diesen Angaben. Die Schrägmuskeln nehmen, so viel sich wenigstens aus den Schnitten feststellen ließ, am Hinterende des Tieres einen mehr ringförmigen Verlauf. Man vgl. dafür Fig. 8 (Hinterende) mit Fig. 7 und 9, deren Schnitte ungefähr in der Höhe der hinteren Nephridialmündungen liegen. Die Schnittführung ist bei Fig. 8 nahezu genau quer. Die Schrägmuskeln werden fast ganz im Längsverlauf getroffen, laufen also fast ringförmig.

Endlich ist an dem vor dem Diaphragma gelegenen Vorderteil des Körpers ein etwas abweichendes Verhalten der Schrägmuskulatur wahrzunehmen. Die innere Lage schräger Muskeln, die in der Mitte des Rumpfes eine relativ zusammenhängende Schicht bildete, löst sich hier in einzelne Bündel auf, die leistenartig in die Körperhöhle vorspringen und einen mehr längsgerichteten Verlauf zeigen. Die Lagerung der einzelnen Muskelzüge ist, und zwar nicht nur bei den schrägen, sondern auch bei den Längsmuskeln, nicht mehr typisch parallel, sondern wellig. Es ist darum hier die Grenze zwischen der Längs- und der Schrägmuskelschicht nicht mehr deutlich wahrzunehmen.

B. Die Borsten.

Es kommen bei *Echiurus* zweierlei Borsten vor, die Bauchborsten und die Analborsten. Über ihre Lage am Wurmkörper wurde bereits S. 5 das Nötige gesagt. Hier handelt es sich uns um den Bau der Borste und des Borstensackes, in dem die Borste steckt.

Die Bauchborsten. Die Bauchborsten sind wie bei fast allen Echiuriden in der Zweizahl vorhanden und liegen ziemlich weit vorn rechts und links des Bauchmarks. Ihre Austrittsstellen gehören, wie wir oben angegeben, in den vierten Hauptpapillenring.

An der Bauchborste des *E. echiurus* unterscheidet Spengel »zwei Abschnitte, einen geraden, im Durchschnitt fast kreisrunden »Schaft, der . . . im Innern des Körpers liegt, und einen gekrümmten, zum großen Teil aus dem Körper nach außen hervortretenden Haken«. Man vergleiche seine Fig. 8, 9 und 10 (1880). Die ganze Borste besitzt »eine äußerst feine Längsstreifung«, welche »der Ausdruck einer Zusammensetzung der Borste aus feinen Längsfasern ist« (1880, S. 472). — Diese Angaben treffen auch für die Borsten unseres Tieres zu. Die Form allerdings konnte, da dieser Teil des Tieres in eine Schnittserie zerlegt wurde, und der Schaft von außen nur verschwommen zu sehen war, nicht gut untersucht werden. Man sieht in Fig. 1 den aus dem Körper hervorstehenden gekrümmten Haken. (In Fig. 3 und 14 ist

die Borste nur schematisch eingetragen.) Wir finden jedoch die beiden Teile auch bereits in alten Metamorphosestadien oder jungen Tieren — vgl. Fig. 79 und 80a.

In Fig. 12 ist ein schiefer Querschnitt durch den Schaft einer ventralen Borste (*b*) gezeichnet. Er trifft zugleich auch eine Ersatzborste (b_1). Die Faserstruktur tritt bei beiden deutlich hervor, in dem Schnitt durch die alte Borste als Punktierung (sie ist nur zum kleinsten Teil eingezeichnet), in der mehr längsgetroffenen Ersatzborste als Faserung.

Der Borstensack entspricht auch in seinem Bau fast genau den SPENGELschen Angaben für *E. echiurus.* »Jede Borste«, sagt er, »ist umhüllt von zwei Scheiden« (S. 473), einer inneren, der Borste aufliegenden, und einer äußeren, der Leibeshöhle zugewandten. Beide bestehen nach dem Autor aus zwei Schichten. Man vgl. seine Fig. 12. Der Schnitt unserer Fig. 12, der ziemlich dicht hinter der Austrittsöffnung der Borste durchgeht, zeigt uns zu innerst ein relativ zellenreiches Epithel (*bept*). Außen an ihm laufen in der Längrichtung des Borstensackes feine Muskelfasern entlang (*mf*). Es ist dies jedenfalls die zart längsgestreifte Schicht SPENGELS. »Man erkennt an ihr«, berichtet er, »äußerlich eine Anzahl spindelförmiger Kerne und könnte glauben, sie bestehe aus Muskeln.« Indessen gelingt es nicht »distinkte Fasern darzustellen« (S. 473, 1880). Bei unserem Individuum ist offenbar der muskulöse Charakter deutlicher, dagegen bleibt eher fraglich, ob es sich wie bei SPENGEL um eine selbständige kernhaltige Schicht handelt, denn man findet keine Kerne. Die Zellen der inneren Follikelschicht scheiden, wie auch SPENGEL beschreibt (ich zitiere seine Darstellung), »nach innen eine glashelle Cuticula aus, durch welche sie von der Borste getrennt werden«. Der Grund des Follikels jedoch besitzt keine solche Cuticula. An der Austrittsöffnung aber ist sie bedeutend verdickt. Auch dies trifft für unsere Form zu: Die Cuticula fehlt in Fig. 12. Dagegen ist sie im Schnitt der Fig. 13 vorhanden, wo die Borste auf der Höhe ihrer Austrittsstelle getroffen wird. Sie bildet hier (*bcc*) die von SPENGEL beschriebene Verdickung, einen Ring, der nach dem Autor »den Zweck haben dürfte, das Hervorschlüpfen der Borste aus dem Follikel zu verhindern« (S. 473 l. c.).

Auf die Fibrillenlage des Borstenfollikels folgen die Schichten der äußeren Scheide, zuerst eine gallertartige, sehr zellenarme, auch von SPENGEL angegebene Schicht (Fig. 12 *bgw*) und dann, als letzte, der Peritonealüberzug (*sopl*). Das gallertartige Gewebe erinnert in seiner Beschaffenheit, wie schon SPENGEL bemerkt, an die Cutis, »und dürfte auch wohl von derselben abzuleiten sein«. Die Verfolgung der Schnittserie, welcher Fig. 12 angehört, ergibt, daß diese gallertartige Schicht des Borstensackes in die bindgewebige Grundsubstanz übergeht, in welche auch die Muskulatur eingebettet, und die in Fig. 13 (*bgw*) zu sehen ist. Wir werden entwicklungsgeschichtlich nachweisen*), daß auch diese Substanz, samt den in ihr enthaltenen Lagen von Längs- und Ringmuskeln aus dem larvalen Mesemchym entsteht. Es haben also in der Tat die Gallertschicht des Borstensackes und das Bindegewebe den gleichen Ursprung.

In Fig 13 ist, wie schon erwähnt wurde, ein Schnitt der gleichen Serie reproduziert,

*) 2. Abt. III. D.

der die Austrittsstelle der Borste aus dem Körper trifft. Es sind hier entsprechend den Angaben SPENGELS (S. 473 l. c.) die Zellen der innersten Follikelschicht höher, prismatisch-spindelförmig geworden. Diese geht direkt in die Epidermis des Hauptmuskelschlauchs über. Die zarten oben erwähnten Längsmuskelchen außen am Borstenepithel sind hier nicht mehr zu finden.

Die Bildung der Borsten geht, wie SPENGEL für *E. echiurus* bei der Untersuchung der Ersatzborsten nachweisen konnte, von einer einzigen großen Zelle aus, die im hinteren Ende des Borstensackes liegt. Da sich SPENGEL (1880) eingehend mit diesem Bildungsmodus beschäftigt hat, kann ich auf eine besondere Darstellung verzichten, zumal im entwicklungsgeschichtlichen Teil von der Borstenbildung noch ausgiebig die Rede sein wird. So will ich nur einzelne Punkte der SPENGELschen Beschreibung hervorheben.

Die Basalzelle oder Borstenbildungszelle, »welche die Gestalt einer plankonvexen Linse besitzt«, nimmt »das ganze proximale Ende oder die Basis des Borstenfollikels« ein (l. c. S. 479). Es läßt sich nach des Autors Angaben leicht nachweisen, daß die Bildung der Borste »ausschließlich von ihr ausgeht«, indem an der inneren Fläche der Basalzelle eine Chitinausscheidung stattfindet. Auch hat schon SPENGEL angegeben, man suche im Grunde alter Borstenfollikel »vergebens nach der riesigen Zelle; sie ist geschwunden. Inzwischen ist eine neue Borste (die hinterste der Ersatzborsten) herangewachsen und in kurzem bereit die alte zu ersetzen« (S. 479). Unsere Fig. 12 und die daran anschließenden, jedoch nicht abgebildeten Schnitte liefern für das Gesagte ein bestätigendes Beispiel. An der Basis der hier abgebildeten großen Borste (*b*) ist in der Tat keine Borstenzelle mehr zu finden. Neben der großen zeigt die Figur eine kleine Ersatzborste (b_1), die in einem eigenen kleinen Follikel steckt. Verfolgt man die Schnittserie gegen die Austrittsöffnung der großen Borste hin, so sieht man bei *E. echiurus* nach SPENGEL den Ersatzfollikel sich verengen. Man findet, daß er »in einen engen Kanal übergeht, der . . . in das distale Ende des Follikels der alten Borste mündet« (S. 480). Diese Darstellung trifft auch für unser Objekt völlig zu, nur daß der Follikel in meiner Serie nicht in einen Kanal, sondern nur in einen Strang ohne wahrnehmbares Lumen ausläuft, der vom Follikel der alten Borste entspringt. Auch in unserer Figur sieht man am Grunde der Ersatzborste die Basalzelle mit einem auffallend großen Kern, dessen Größe diejenige der Follikelzellkerne um ein Mehrfaches übertrifft. Es ist aber in einem folgenden Schnitt noch ein zweiter Kern vorhanden, nicht so groß wie der ebengenannte, aber doch größer als die Kerne des Follikels. Dieses erinnert an das auch in der Larve zu beobachtende Verhalten*), wo ebenfalls, obgleich ohne Zweifel nur eine Basalzelle als Borstenbildungszelle funktioniert, noch eine zweite großkernige Zelle vorhanden ist. Es handelt sich möglicherweise um Ersatzzellen.

Neben der in Fig. 12 getroffenen großen Ersatzborste existieren eine Anzahl weiterer Anlagen; auch hier ist SPENGELS grundlegende Beschreibung (1880), soweit mein Material einen

---

*) Vgl. S. 107.

Schluß zuläßt, vollkommen. Auf dem Kanal, mit dem der Ersatzfollikel in den großen Follikel ausmündet, »sitzt eine größere oder kleinere Anzahl von kurzen, kolbenförmigen Blindsäcken, die kleinsten aus wenigen Zellen gebildet. . . Ohne Schwierigkeit erkennt man im Innern des Blindsäckchens einen winzigen Chitinkegel, die Spitze einer neuen Borste« (S. 480). Leider war meine Schnittserie sowohl in der Fixierung, wie auch in der Orientierung dieser Säckchenreihe zur Schnittebene nicht sonderlich günstig, so daß ich nicht das klare Bild bekam, welches Spengel in seiner Fig. 14 zeichnet.

Über die Ersatzborsten an den Analborsten habe ich nur wenige Beobachtungen gemacht. Nach Spengel ist ihre Bildung genau dieselbe wie bei den Bauchborsten.

Die Bewegungsmuskulatur der Borsten. Die Muskeln, welche die Borste bewegen, setzen an dem Borstensacke an. Es ist in Fig. 13 der Ansatz eines dieser Muskeln, den wir mit Spengel als Parietalmuskel bezeichnen werden, gezeichnet (*pm*). Für die Topographie der Bewegungsmuskulatur der Borsten, die ich an dem erwachsenen Tier nicht studiert habe, verweise ich auf Fig. 81 und die dazu gegebene Beschreibung. Das in dieser Figur abgebildete junge Tier hat seine Metamorphose beendet und besitzt bereits, wenn auch noch nicht in so zahlreichen Bündeln entwickelt, die ganze Bewegungsmuskulatur des erwachsenen Tieres. Da sein Rumpf noch durchsichtig war, ließ sie sich leicht studieren. Ich führe hier nur die Namen und kurze Angaben über die Muskelgruppen an, wobei wir der Nomenklatur Spengels folgen wollen, dem wir die erste genaue Beschreibung dieser Muskeln und ihrer Wirkungsweise verdanken (1880, S. 474ff.).

Eine Anzahl von Basiparietalmuskeln (*bpm*) entspringen von der Basis des Borstensackes (*bs*) und strahlen nach verschiedenen Richtungen an ventrale, dorsale und laterale Teile der Leibeswand aus. Sie sind im erwachsenen Tier, wie man an Hand der Spengelschen Beschreibung nachsehen möge, besonders zahlreicher und mannigfaltiger. Dabei setzt im erwachsenen Tier nur ein Teil an der Körperwand selbst, ein Teil aber am Diaphragma an, in dem sie bis an die Körperwand weiterlaufen, um allmählich unter der Muskulatur des Hautmuskelschlauches zu verschwinden. Bei unserem jungen Tier ist dies nicht der Fall — alle Muskeln setzen hier direkt an die Körperwand an; wohl aber trifft es für unseren erwachsenen *Echiurus abyssalis* zu. Es sind hier die nach den Flanken ziehenden Basiparietalmuskeln, die auf das Diaphragma übergehen.

Weiter ist der schon erwähnte parietale Borstenmuskel (*pm*) anzuführen, dessen Insertion an der Borste schon angegeben wurde. Er verläuft seitwärts nach der Körperwand. Endlich zieht ein schon von Greef (1879, S. 47) beobachteter und auch von Spengel beschriebener Interbasalmuskel (*ibm*) »vom Grunde des einen Borstensackes zu dem andern« (Spengel 1880, S. 474). Diesen finden wir jedoch, was unsere Spezies anbetrifft, und wenn man nach dem einen uns zur Verfügung stehenden Exemplar urteilen darf, typisch ausgebildet nur bei den Metamorphosestadien und dem jungen eben verwandelten Tier. Das erwachsene Exemplar zeigte zum Unterschied gegenüber *E. echiurus* nur noch Reste dieses Muskels. Es ist der in Fig. 3 abgebildete Muskelstrang (*ibm*), der sich von der Borste der

einen Seite bis an das ventrale Mesenterialgefäß (vgl. S. 33) spannt, der aber über den Gefäßansatz nicht wesentlich hinausgeht und sich demgemäß auch nicht an der Basis der Borste auf der anderen Seite anheftet. Ein kurzer Strang geht auch von der Basis des Borstensackes der anderen Seite aus, ohne sich aber mit dem diesseitigen zu verbinden, oder ihn auch nur zu kreuzen. Über die Muskulatur der Analborsten habe ich keine besonderen Beobachtungen gemacht und verweise auf SPENGELS Darstellung (1880, S. 476) für *E. echiurus*.

C. Das Nervensystem.

Da das mir zur Verfügung stehende *Echiurus*-Exemplar, wie alle bisher gefangenen, keinen Kopflappen und damit auch keine Schlundkomissur mehr besaß, ist die Topographie des Nervensystems in dem mir vorliegenden Tier sehr einfach: im Rumpf verläuft der ganzen Länge nach das Bauchmark; wir erkennen es durch den Hautmuskelschlauch hindurch in Fig. 1 wenigstens in größeren Körperpartien, wir ersehen ferner seinen Verlauf im Vorderende des Tieres aus Fig. 3, (*bm*). Von dem Bauchmark gehen, jedoch in den genannten Figuren nicht zu sehen, in ziemlich regelmäßigen Abständen nach beiden Seiten Seitennerven ab.

Wie SPENGEL uns neuerdings (1912 *a*) mitgeteilt hat, wird bei der Autotomie mit dem Kopflappen die ganze Komissur und auch das vorderste Stück des Bauchmarks abgeworfen. Wir haben also, wenn wenigstens bei unserem Tier eine richtige Autotomie stattgefunden hat, am Vorderende schon das ungeteilte Bauchmark und keine Gabelung in die Komissuren mehr zu erwarten, wie es auch tatsächlich nach dem Studium der Schnittserie (vgl. Fig. 14*a*) der Fall ist.

Für die Topographie des Nervensystems bei unserer Neapler Spezies müssen wir uns, was den Kopflappen betrifft, an die jungen, im Standglas aus alten Planktonlarven gezüchteten *E. abyssales* halten, von denen das älteste in Fig. 4 abgebildet ist. Der Kopflappen entspricht bei diesem Tier immerhin schon in seiner Form ziemlich gut dem Rüssel des Nordsee-*Echiurus*, wie er in Fig. 1 und 3 bei GREEF (1879) und in Fig. 2 bei SPENGEL (1880) abgebildet ist.

Man kann an dem jungen Tier bereits im Leben den Verlauf des Schlundringes (*co*) und auch, wenngleich weniger gut, den Übergang in das Bauchmark wahrnehmen. Es ließ sich dabei feststellen und an der aus dem Tiere später hergestellten Schnittserie bestätigen, daß das Bauchmark in der Tat bis in den Kopflappen hinreicht. Seine Gabelstelle liegt nicht im Körper, sondern in den den Mund nach unten begrenzenden Lippen (*l*) am unteren Ende des Kopflappens. Dies ist ein Verhalten, welches mit der von SPENGEL neuerdings (1912 *a*) gegebenen Schilderung an *E. echiurus* vollkommen übereinstimmt.

1. Das Bauchmark. Beschreibung.

Ich berichte zunächst über die Schnitte, die über den Bau des Bauchmarks Aufklärung geben: Fig. 7, 10, 21 und 24. Alle vier Bilder stellen Querschnitte dar. Es ist weiter dazu nichts zu sagen, als was bereits GREEF und SPENGEL berichtet haben: »Das Bauchmark

ist beim erwachsenen Tier ein fast drehrunder Strang, der sich aus zelligen und faserigen Elementen zusammensetzt. Die ersteren nehmen hauptsächlich die seitlichen, etwas dorsalen Teile ein, während die letzteren die größere, innere und ventrale Masse ausmachen. Dabei besteht eine ziemlich streng bilateral-symmetrische Anordnung, namentlich in den Ganglien. . .« (Spengel 1880, S. 484 und ähnlich Greef 1879, S. 87). »Die Nervenfasern verlaufen hauptsächlich longitudinal . . . . sie bilden dabei ziemlich regelmäßige Bündel, die dann auf Querschnitten als feine punktierte Felder in verschiedener Ausdehnung erscheinen« (Spengel S. 485). Für feinere histologische Details ist unser nur mittelmäßig gut fixiertes Präparat natürlich nicht geeignet.

Von besonderem Interesse, gerade für unsere Spezies, ist am Bauchmark die Verteilung der Ganglienzellen zu gesonderten Gruppen. Bereits Spengel hat (1912b) eines der beiden Exemplare von der Kruppschen Puritan-Expedition auf diese Verhältnisse hin untersucht. Ich schicke seine Beschreibung voraus. Ich fand, schreibt er, »das Bauchmark nicht wie bei allen erwachsenen Echiuriden kontinuierlich von Ganglienzellen begleitet, sondern diese bildeten in kleinen Zwischenräumen sich wiederholende größere und kleinere Gruppen [man vgl. seine Fig. 2 der Tafel 7, 1912b]*), wiesen also eine Anordnung auf, wie sie ähnlich durch Hatscheks Untersuchung für die *Echiurus*-Larve festgestellt worden ist, und ganz genau so, wie ich sie (1880, p. 485) für junge Tiere mit nur wenig von den obigen abweichenden Worten beschrieben habe« (1912b, S. 196). Da die Nephridien dieses Tieres »Mengen von reifen Spermatozeen enthielten«, war der Beweis erbracht, »daß die untersuchten kleinen Tiere nicht jugendliche sondern geschlechtsreif waren«. Es geht »daraus hervor, daß der dem larvalen sich nähernde Zustand des Bauchmarks mit nicht kontinuierlicher, sondern in Knötchen geordneter Ganglienscheide bei diesem Tiere persistiert« (1912b, S. 198). —

Ich habe, um dies weiter zu verfolgen, wie schon oben erwähnt, aus dem Hautmuskelschlauch des mittleren Rumpfstückes ein Flächenpräparat gemacht, und in Fig. 11 abgebildet. Wir sehen am Bauchmark in der Tat deutliche Anschwellungen und können auch bei stärkerer Vergrößerung, als sie bei der Zeichnung verwendet wurde, feststellen, daß diese Anschwellungen aus Anhäufungen von Kernen bestehen. Die zwischenliegenden Strecken sind sehr kernarm. Es ist dieser Unterschied in der Kernverteilung übrigens auch an den Bildern der Querschnitte wahrzunehmen: Fig. 7, 10 und 21 gehen durch kernreiche, Fig. 24 durch eine fast kernlose Stelle.

Unser Flächenpräparat zeigt, daß die Anschwellungen ganz ungleichwertig sind. Zwischen zwei großen liegen immer mehrere, und zwar meist drei oder vier, kleinere. Man wird bereits dadurch an das ähnliche Verhalten der Papillen erinnert, wo ebenfalls zwischen zwei Hauptringen mehrere Zwischenringe stehen. In unserer Figur sind die Ursprünge einer Anzahl von Seitennerven eingezeichnet. Sie sind, wie Spengel für den *E. echiurus* beschrieben hat, ziemlich bilateral symmetrisch angeordnet. »Es entspricht ausnahmslos«, schreibt er, »jedem Nerven

*) Einschiebungen in [ ] gehören nicht zum zitierten Text.

der einen Seite einer der andern, wenn auch die Austrittsstellen [aus dem Bauchmark] manchmal einander nicht gerade gegenüber liegen« (1880, S. 485). Von den kleineren Anschwellungen des Bauchmarks gehen, so viel man wahrnehmen kann, keine oder dünnere Nerven ab. Vermittelst dieser Seitennerven kann man die Anschwellungen des Bauchmarks mit den Papillenringen in Beziehung setzen. Es gehören die großen Anschwellungen durch die Seitennerven zu den großen Papillen.

Spengel hat für den erwachsenen *E. echiurus* bereits die Beziehung der Seitennerven zu den Papillenringen der Haut beschrieben. Jedem Seitennerv entspricht ein Papillenring »und zwar so, daß unter den größeren Papillen ein starker, unter den kleineren ein schwächerer Nerv liegt« (1880, S. 486). Auf Anschwellungen des Bauchmarks aber kann man bei dieser Spezies die Seitennerven nicht beziehen, da im erwachsenen Tier dort keine solchen vorhanden sind.

Als Gesamtresultat ergibt sich damit, daß, wie es übrigens durchaus zu erwarten war, bei unserer Mittelmeerform zwischen den Anschwellungen des Bauchmarks, dem Ansatz und der Stärke der Seitennerven, der Lage der Papillenringe und der Größe ihre Papillen eine durchgehende Beziehung besteht: Zu den großen Anschwellungen gehören die Hauptpapillenringe, zu den kleineren Anschwellungen gehören die Zwischenringe kleinerer Papillen.

Für die Bedeutung dieser Regelmäßigkeit ist die im ersten Kapitel beschriebene Tatsache von besonderer Wichtigkeit, daß die Zahl der Papillenringe im erwachsenen Tier über die während des Larvenlebens angelegten wesentlich hinausgeht*). Wir haben oben festgestellt, daß der Körper des vorliegenden *Echiurus*-Exemplars mindestens 26 Ringe großer Papillen trägt. Skorikow ist, wie oben erwähnt wurde, zu einer eher noch höheren Zahl gekommen (1905, S. 220). Aus der Entwicklungsgeschichte aber wird hervorgehen, daß die Zahl der Papillenringe des jungen Tieres während und auch noch nach der Metamorphose höchstens 16 beträgt. Man vergleiche in der entwicklungsgeschichtlichen Abteilung den Abschnitt IV A**). Rechnet man nun noch hinzu, daß das erwachsene Exemplar mindestens einen, meistens aber zwei oder drei Ringe kleinerer Papillen zwischen je zwei Hauptringen besitzt, während die jungen Tiere nach der Metamorphose noch keine Zwischenringe entwickelt haben, so kann man ohne weiteres die Zunahme der Ringzahl während des Heranwachsens des Wurmes als ganz wesentlich ansetzen. Damit führt die ganze Verteilung von Ringen großer und Ringen kleiner Papillen, die Zwischenschaltung der

---

*) Dieses Argument ist naturgemäß nur dann stichhaltig, wenn nachgewiesen werden kann, daß die *Echiurus*-Larve des Mittelmeeres und die Spezies *E. abyssalis* wirklich zusammengehören. Es ist dies durchaus wahrscheinlich, weil beide in den gleichen Gebieten vorkommen, und weil die alten Larvenstadien schon ziemlich zahlreiche Merkmale aufweisen, die auch der erwachsene *E. abyssalis* besitzt: Größe und Verteilung der Papillen, doppelter analer Borstenkranz, Reifezeit u. a. Es wird darüber an anderen Stellen der vorliegenden Arbeit (2. Abt. V. E.) zu berichten sein. Hier sei lediglich festgehalten, daß, wenn auch ein ganz schlüssiger Beweis der Zusammengehörigkeit der Larve und des Wurmes nicht erbracht ist, dennoch die Wahrscheinlichkeit eine sehr große genannt werden muß.

**) Der entwicklungsgeschichtliche Teil dieser Arbeit, auf dessen einzelne Abschnitte I—V öfters verwiesen werden muß, wird in der Folge abgekürzt als EG. oder 2. Abt. bezeichnet werden.

mittelgroßen Ringe zwischen die ganz großen und wiederum die Einschaltung noch kleinerer zwischen die mittelgroßen zu der Annahme, daß die Anordnung der Ringe ebenso wie die Größenzunahme der Papillen eine Wachstumserscheinung sein muß. Gemäß dem Wachstum werden zwischen die schon vorhandenen Papillenringe neue Ringe von naturgemäß erst kleineren Papillen eingeschoben, die allmählich mit zunehmendem Wachstum in den Rang von Hauptpapillenringen einrücken, während sich zwischen ihnen wieder neue kleine eingeschoben haben. Da aber die Papillenringe, die Seitennerven und die Anschwellung des Bauchmarks, wie wir gesehen haben, in innigem Zusammenhange stehen, so ergibt sich ohne weiteres, daß die Anschwellungen des Bauchmarks nicht als embryonaler Charakter, sondern als Wachstumserscheinung zu deuten sind. Damit stimmt aufs beste auch der Befund bei Metamorphosestadien überein, wo im Bauchmark keineswegs bereits der für das alte Tier typische Wechsel zellenreicher und zellenloser (oder zellenarmer) Stellen vorhanden ist. Das Bauchmark hat hier zwar nicht einen allseitigen Ganglienzellen-Belag, vielmehr sind die Zellkerne an der Ventralseite konzentriert; dieser Belag aber ist kontinuierlich. Es gibt keine nackten Stellen. Man kann also nicht sagen, daß das Verhalten des Bauchmarks im alten Tier dem des Jungtieres entspreche. Daß der erwachsene *E. echiurus*, obgleich auch er ein Wachstum besitzt, im Bauchmark keine Schwellungen zeigt, ändert daran nichts. Es ist denkbar, daß die erwachsenen *E. echiurus* ihr Wachstum eingestellt haben, und die Anschwellungen ausgeglichen wurden, oder es ist auch möglich, daß sie während des späteren Wachstums nicht hervortreten, weil der faserige Strang des Bauchmarks immer einen dicken Mantel von Ganglienzellen besitzt, so daß bei einem Wachstum dem Zellenreichtum entsprechend keine nackten, kernlosen Strangteile auftreten.

Dieselbe Auffassung gilt möglicherweise auch für die jungen *E. echiuri*, die nach Spengels Angaben ebenfalls Anschwellungen zeigen. Auch hier handelt es sich dann nicht um eine embryonale, sondern um eine Wachstumserscheinung.

2. Die Seitennerven.

Über die Topographie der Seitennerven habe ich schon an Hand der Fig. 11 Angaben gemacht. Es bleibt nur noch, ihren genaueren Verlauf im Hautmuskelschlauch und ihre Beziehungen zu den Papillen und Borsten zu schildern. Da sich meine Befunde mit der Darstellung Spengels decken, kann ich mich in der Hauptsache auf seine Angaben beziehen. Wie dieser Autor habe ich gefunden (Fig. 7 und 11 sind dafür Belege), daß die Seitennerven (*sn*) ziemlich symmetrisch jederseits vom Bauchmark abgehen. Es »entspricht«, wie Spengel berichtet hat, »ausnahmslos jedem Nerven der einen Seite einer der andern, wenn auch die Austrittsstellen manchmal einander nicht gerade gegenüber liegen« (1880, S. 485). »Jeder Seitennerv verläuft«, nach einer weiteren Angabe Spengels, deren Richtigkeit ich bestätigen kann, »eine kurze Strecke durch die Leibeshöhle, tritt dann fast senkrecht durch die innerste und mittlere Muskelschicht und verläuft darauf parallel den Muskelfasern zwischen diesen

und der Längsmuskelschicht gegen den Rücken zu, um sich dort mit dem Nerven, der seinem Ursprunge gegenüber aus dem Bauchmark ausgetreten ist und einen entsprechenden Verlauf genommen hat, zum Ringe zu vereinigen, so daß die peripherischen Nerven eine große Anzahl paralleler zur Längsachse des Körpers wie zum Bauchmarke senkrechter Ringe darstellen« (1880, S. 486).

In unserer Fig. 11 sehen wir die zitierten, frei durch die Leibeshöhle laufenden Ansätze der Seitennerven samt ihren Eintrittstellen in die Muskulatur. Die Fortsetzungen zwischen der Ringmuskel- und der Längsmuskelschicht freilich sind in Fig. 11 nicht zu sehen. Es gibt uns aber dafür Fig. 8 einen Beleg. Wir sehen dort den Seitennerv (*sn*) zwischen der Ringmuskelschicht (*rm*) und der Längsmuskelschicht (*lm*) liegen. Da das abgebildete Stück Hautmuskelschlauch nahe der dorsalen Mitte liegt, ist damit auch gezeigt, daß die Seitennerven, wie bereits Spengel beobachtet hat (1880, S. 486), wirklich bis zum Rücken reichen und »sich zum Ringe vereinigen«. Man kann sie auf den Schnitten ganz durchverfolgen.

In die Papillen treten, wie oben schon erwähnt wurde, starke Abzweigungen der Seitennerven ein. Spengel hat auch dies beobachtet. Ich verweise auf meine Fig. 9, die hiefür nicht einmal besonders deutlich ist — die Papillen der hinteren Rumpfregion zeigen die Abzweigung viel besser — und im übrigen auf Spengels Darstellung (1880, S. 486). Endlich ist hervorzuheben, daß die Seitennerven auch die Borsten innervieren. Ich konnte die Abgabe eines Astes an Borsten der analen Kränze feststellen.

3. Die Hüllen des Bauchmarks.

Einige Worte seien noch den Hüllen des Bauchmarks gewidmet. Spengel unterscheidet drei Schichten, »eine innere bindegewebige Membran mit eingestreuten länglichen Kernen . . ., eine äußere peritoneale Schicht und eine zwischen diesen beiden liegende Muskelschicht, welche sich ausschließlich aus Längsmuskeln zusammensetzt« (1880, S. 487). Auch unsere Fig. 7 zeigt diese drei Bestandteile; Kerne sind in allen drei Schichten selten. Man sieht deren zwei auf der rechten Seite der Fig. 7, von denen der eine äußere offenbar dem Peritonealepithel (*sopl*), der innere der bindegewebigen Membran zugehört*). Die mittlere Schicht hat einen cutis-ähnlichen Habitus. Wenn Muskelfasern vorhanden sind, so sind sie nur wenig ausgebildet. Wie bei *E. echiurus* ist das Bauchmark außer durch die Seitennerven auch durch ein Mesenterium an der Körperwand befestigt. Auf Fig. 7 tritt es nicht deutlich hervor. Es ist deutlicher an den zwischen den Seitennerven liegenden Strecken (siehe Fig. 21 und 24 *vmst*).

Anhang: Über das Wachstum des Echiurusrumpfes.

Wir haben gezeigt, daß die Gliederung des Bauchmarkes, durch das Einschieben neuer kleiner Anschwellungen zwischen den schon vorhandenen älteren zustande kommt. Wir haben auch gefunden, daß von diesen neuen Anschwellungen kleine Seitennerven ausgehen,

*) Das Präparat zeigte sie viel klarer als die Figur.

die zwischen die älteren eingeschaltet werden. Endlich hat sich herausgestellt, daß, entsprechend den nachträglich eingeschalteten Anschwellungen, neue Ringe kleinerer Papillen zwischen den älteren Ringen größerer Papillen eingeschoben werden. Da wir auch darauf hingewiesen haben, daß die Zahl der Papillenringe während des Aufwachsens des Tieres eine bedeutende Vermehrung erfährt, mußte gefolgert werden, daß alle diese Neuanlagen (Papillen, Bauchmarkschwellungen, Seitennerven) mit dem Wachstum des Tieres in Beziehung stehen.

Damit gelangen wir zu dem Resultat, daß das Wachstum des *Echiurus* sich intercalar vollzieht. Es werden auf der ganzen Länge des Körpers neue Papillenringe eingeschoben. Es besteht nicht, wie bei *Anneliden* verbreitet ist, ein Wachstum vermittelst einer besonderen Wachstumszone.

Der Grund für diese Differenz ist wohl in dem verschiedenen Bau der beiden Wurmgruppen zu vermuten. Das Zonenwachstum bei den *Anneliden* darf vielleicht mit der Segmentierung des Körpers in Zusammenhang gebracht werden. Das Hinterende der sich segmentierenden Mesodermstreifen behält embryonalen zum Wachstum geeigneten Charakter. Die Ausbildung zahlreicher Segmente leistete außerdem — kann man vermuten — einer Spezialisierung des Wachstums auf einzelne Segmente Vorschub. Einer solchen Spezialisierung steht bei *Echiurus* der Mangel an lokal mehr oder weniger gesonderten Körperabschnitten innerhalb des Rumpfes entgegen. Es besteht nur eine Leibeshöhle mit einem alle Rumpfwände gleichmäßig bespülenden Inhalt. Wenn also auch — was ja denkbar erscheint — früher eine Segmentierung in getrennte Segmente vorhanden gewesen wäre, und wenn in jenem Zustand ein Zonenwachstum stattgefunden hätte, so wäre doch im jetzigen Zustand eine Voraussetzung für das Zonenwachstum weggefallen, und dieses hätte einem intercalaren Wachstum Platz gemacht. Oder aber, was vielleicht ebenso möglich ist, hier aber nicht besprochen werden soll, eine Segmentierung im vollkommenen Sinn der *Anneliden* war nie vorhanden, und damit fehlte auch von Anfang an die Beschränkung des Wachstums auf bestimmte Zonen.

D. Der Darmkanal.

Wie ich bereits in Abschnitt I angegeben habe, besitzt das mir vorliegende Exemplar, da es den Kopflappen und auch den vordersten Darmteil abgeworfen hat, keine richtige Mundöffnung. Spengel unterscheidet nach seinen Arbeiten (1880, S. 491 ff. und 1912 *a*, S. 347) an *E. echiurus* 7 Darmabschnitte*) und zwar: Mundhöhle, Pharynx, Ösophagus, Kropf, Zwischendarm, Mitteldarm, Hinterdarm und Afterdarm. Vor dem Mund und der Mundhöhle bilden außerdem die Ränder des Kopflappens einen Trichter, den Spengel (1912 *a*) als Mundtrichter bezeichnet.

*) Die Darstellung Greefs (1879, S. 50 ff.) wurde dadurch überholt. Bei *Thalassema* ist die Ausbildung der Darmabschnitte im wesentlichen dieselbe, wenn auch Jameson, der davon eine neuere Beschreibung geliefert hat (1899, S. 545), eine etwas verschiedene Abgrenzung und Benennung verwendete.

Wir finden die genannten Darmabschnitte, mit Ausnahme der abgeworfenen Mundhöhle und des Trichters, auch bei unserem Neapler Tier. Es ist allerdings der mittlere Teil des Darmes an dem mir vorliegenden Tier zerstört, aber die Identifizierung ist dennoch durchführbar, da gerade die wichtigen vorderen Teile erhalten blieben.

Die Darmtopographie unseres Exemplars ist in Fig. 3 gegeben, einem Übersichtsbild der Organisation des Vorderendes, welches auf Grund von Camera-Zeichnungen der äußeren Ansicht und des Studiums der nachher angefertigten Schnittserie hergestellt wurde. Es hat dabei eine gewisse Schematisierung stattgefunden.

Wir können am Darm dieser Figur fünf Abschnitte unterscheiden: ein ziemlich langes vorderstes Stück, den Pharynx (*ph*), dann einen kurzen Ösophagus (*oe*), dann einen ebenfalls kurzen Kropf (*kr*), darauf wieder einen längeren Zwischendarm (*zwd*) und endlich einen ziemlich weiten Abschnitt, den Mitteldarm (*md*), von dem nur noch das vordere Stück in der Figur enthalten ist. Dieses wird dadurch besonders charakterisiert, daß an seiner Ventralseite der Nebendarm (*nd*) verläuft.

1. Die vorderen Darmabschnitte.

a) Der Pharynx.

Bei *E. echiurus* folgt auf die Mundhöhle nach Spengels älterer Beschreibung (1880) als Pharynx »ein ziemlich weiter Kanal« (l. c. S. 491). »Derselbe bildet, abgesehen von einigen kleineren Windungen eine weite Schlinge« (l. c. S. 492; vgl. seine Fig. 1 und 3, l. c.). Von besonderer Wichtigkeit ist seine Beziehung zu einer eigentümlichen Membranbildung, dem Diaphragma, über welches wir einige Bemerkungen vorausschicken müssen. Das Diaphragma bildet eine dünne Haut, die sich im vorderen Teil der Rumpfhöhle ungefähr senkrecht durchspannt. In der Mitte besitzt sie eine Öffnung, und durch diese tritt der Pharynx hindurch, wobei er mit dem das Loch bildenden Diaphragmarand verwachsen ist. Der Darm steht aber nicht nur dies eine Mal mit dem Diaphragma in Verbindung. Auch das Pharynx-Hinterende ist mit dem Diaphragmarand verwachsen. Zwischen beiden Verwachsungsstellen liegt eine in die Rumpfhöhle hineinhängende »Pharynx-Schlinge«. Für die Einzelheiten dieser recht komplizierten Topographie möge man Spengels Arbeit (1880) einsehen.

Bei unserem Neapler Exemplar liegen die Dinge einfacher. Die Verhältnisse der vorderen Darmabschnitte sind in Fig. 14 zum Ausdruck gebracht. Es wurde eine plastische Darstellung mit einzelnen Schnitten zusammen gezeichnet. Der Betrachter sieht einzelne, in den richtigen, der natürlichen Lage entsprechenden Abständen*) eingetragene Schnitte, an die sich die plastische Darstellung anschließt. Die Schnitte mußten, da sie quer zum Tier liegen, naturgemäß perspektivisch gezeichnet werden, so daß die Dimensionen nach der Tiefe

*) Nur der Abstand zwischen den Schnitten *c* und *d* mußte zu groß genommen werden, da sich bei natürlichem Abstand die beiden Bilder überschneiden würden.

hin verkürzt erscheinen. Der Schnitt *d* steht dabei nicht genau quer, sondern schief, wie es auch aus der Zeichnung hervorgeht. Es ist dies bei diesem Schnitt aus Zweckmäßigkeitsgründen geschehen, da auf diese Weise das Diaphragma besser zur Darstellung gelangt.

Aus der Fig. 14 und Fig. 3 geht hervor, daß der Pharynx bei unserer Spezies keine Schlinge bildet; vielmehr ist er ein äußerlich gerades Rohr, welches aber doch auch, wie wir noch sehen werden, mit dem Diaphragma in Verbindung steht. Der Querschnitt des Pharynx (*ph*) wechselt von *a*—*d* nur in geringem Grade. Er ist in *a* noch dünnwandiger und mit ziemlich glatter Innenwand, diese wird in *b* etwas aufgefaltet. Hervorzuheben ist, daß in der Region des Schnittes *d* der Pharynx zwar äußerlich ziemlich gerade verläuft, das Lumen aber zeigt eine ungefähr s-förmige Krümmung, die außen nur durch einen geringen Buckel (×) zu erkennen ist. Wir müssen in dieser Krümmung — die an Metamorphosestadien besser zu studieren sein wird — das Äquivalent für die von Spengel bei *E. echiurus* beschriebene große Pharynxschlinge sehen. Auch daß diese bei jener Spezies mit ihren beiden Enden mit dem Diaphragma verwachsen ist, hat hier eine Parallele, indem das ganze gekrümmte Stück im Bereich des Diaphragmas (und der Pharynxmesenterien) liegt. Wir werden darauf S. 32 zurückkommen.

Es sei auch gerade mit wenigen Worten vom histologischen Bau der Pharynxwand die Rede. In Fig. 15 ist ein Stück derselben abgebildet samt den an sie ansetzenden Strängen, welche den Pharynx, wie wir noch sehen werden, an der Körperwand festheften. Wir finden übereinstimmend mit Spengel (1880, S. 495) innen ein Epithel (*ept*), dann eine Schicht von Ringmuskeln (*rm*), die im Darmquerschnitt natürlich längsverlaufen, und dann eine Längsmuskellage (*lm*), deren Fasern in der Fig. im Querschnitt erscheinen. Dann endlich folgt eine lockere Gewebschicht (*bgw*) als eine den Pharynx umgebende relativ mächtige Hülle. Sie bildet auch die Grundsubstanz der Stränge (*fr*), mit denen dieser Darmteil mit der Körperwand in Verbindung steht. Von Spengel wird diese Schicht nicht erwähnt. Sie tritt auch in der Tat bei *E. echiurus* gegenüber den Muskelschichten stark zurück.

»Am Diaphragma«, schreibt Spengel, »endigt der Pharynx« (1880, S. 493). Auch für unsere Spezies trifft dies ziemlich gut zu. Er reicht nur ein kurzes Stück unter den Horizont der Fig. 14*d* hinab, bildet am und unter dem Diaphragma den schon erwähnten Knäuel und geht sodann in den Ösophagus über.

b) Der Ösophagus.

Auf den Pharynx folgt bei *E. echiurus* nach Spengel »ein bedeutend engerer und sehr dickwandiger Kanal. . . Dieser Ösophagus erscheint durch ringförmige Verdickungen der Muskularis wie gegliedert« (1880, S. 493)*). Bei unserer Spezies verläuft (vgl. Fig. 3, *oe*) in unserem Exemplar der Ösophagus, wie der größte Teil der Pharynx, gerade und ungefähr in

---

*) Der Ösophagus entspricht dem von Jameson (1999, S. 547) bei *Thalassema* als *gizzard* bezeichneten Stück. Der dort beschriebene Ösophagus gehört nach Spengelscher Einteilung noch zum Pharynx (S. 546).

der Längsachse des Tieres. Ob das sein typisches Verhalten ist, läßt sich wohl nach dem einen Exemplar nicht feststellen. Die topographische Abgrenzung dieses Darmabschnittes nach vorn ist — vom histologischen Bau abgesehen — mittels der Angabe SPENGELS möglich (1880), wonach bei *Echiurus* der Ösophagus nicht wie der Pharynx durch Frenulae an die Körperwand befestigt ist. Er verläuft frei durch die Leibeshöhle des Tieres. Dies trifft auch für unsere Form zu. (Ich habe auf eine besondere Abbildung, anschließend an den Schnitt *d* der Fig. 14, verzichtet.) In Fig. 3 ist der Ösophagus schematisch durch feine Ringelung gekennzeichnet. Die hintere Grenze dagegen wird durch die Beziehung der Ösophaguswandung zum dorsalen Blutgefäß bestimmt. Dieses Gefäß hat sich allmählich dem Darm genähert und ist nun durch ein Mesenterium mit ihm in Verbindung getreten. (Ich verweise für die Topographie des Gefäßsystems auf den besonderen Abschnitt G, S. 33.) Bereits SPENGEL beschreibt dieses charakteristische Verhalten: »während der Anfangsteil des Ösophagus jeglichen Mesenteriums entbehrt, tritt unter dem Diaphragma hindurch etwa auf der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel der Länge das dorsale Gefäß an denselben nahe heran und verbindet sich mit ihm durch ein schmales dorsales Mesenterium« (S. 493)*). Unser Befund stimmt mit dieser Angabe vollkommen überein. Der Ansatz des Gefäßes an den Ösophagus ist in Fig. 3 mit × angegeben.

Histologisch ist der Ösophagus durch die oben nach SPENGEL zitierte und auch bei meinem Objekt vorhandene starke Ringmuskulatur charakterisiert. Ein kleines Wandstück ist in Fig. 16 stärker vergrößert gezeichnet: Innen ein Epithel (*ept*) unregelmäßig prismatischer Zellen, dann eine starke Ringmuskelschicht (*rm*), dann mehr oder weniger gut entwickelte Längsmuskeln (*lm*)**) und endlich das Peritoneum (*pr*).

c) Der Kropf.

Dem Ösophagus reiht sich bei *E. echiurus* (wiederum nach SPENGEL 1880, S. 493) »ein sehr kurzer . . . aber wieder etwas weiterer Abschnitt an«, der »Kropf«. Seine Wandung besteht (von innen nach außen) aus einem Epithel mit in unregelmäßigen Längsreihen angeordneten Zotten***), einer »äußerst dünnen Ringmuskulatur« und »verhältnismäßig starken Längsmuskeln«. Die Lage dieses Abschnittes (*kr*) ist für unseren *E. abyssalis* aus Fig. 3 zu ersehen. Er ist schematisch durch Längsstreifen kenntlich gemacht. Ferner ist in Fig. 17 ein Stück Querschnitt gezeichnet. Wir sehen die Epithelzotten (*ept*) als quer geschnittene Erhebungen, eine dünne Ringmuskulatur (*rm*) und die Querschnitte von Längsmuskeln (*lm*). Auch am Kropf zieht entsprechend den SPENGELschen Angaben (1880, S. 493) »unter beständiger Verschmälerung des Mesenteriums« das dorsale Gefäß entlang (vgl. auch JAMESON 1899, Fig. 12 für *Thalassema*).

---

*) Siehe auch unter Berücksichtigung der verschiedenen Nomenklatur die Schilderung JAMESONS für *Thalassema* (1899, Fig. 12).

**) Die Figur ist nicht sehr deutlich reproduziert worden. Im Präparat sind die Kerne des Peritoneums (*pr*) von den Querschnitten durch die Muskeln (*lm*) leicht zu unterscheiden.

***) Ähnlich auch *Thalassema* nach JAMESON l. c.

2. Die mittleren Darmabschnitte.

Auf den Kropf folgen drei, in ihrem Habitus ziemlich gleichartige und von dem Vorderdarm verschiedene Darmteile: der Zwischendarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Es ist von Bedeutung, die Grenze zwischen Kropf und Zwischendarm genauer festzulegen, weil die vor dem Kropf — diesen inbegriffen — liegenden und die auf ihn folgenden Darmabschnitte in einem tieferen Gegensatz zueinander stehen, und zwar gilt dies nicht nur für *Echiurus*, sondern ebenso für andere Echiuriden-Genera (*Urechis* nach Seitz, 1907, S. 342 u. a. O.; *Thalassema* nach Jameson 1899, S. 546). Wir werden versuchen, diese Eigentümlichkeit auf entwicklungsgeschichtliche Umstände zurückzuführen.

Bei *E. echiurus* (Spengel, 1880) und ähnlich bei *Thalassema* (Jameson, 1899) und *Urechis* Seitz l. c.) wird die Grenze zwischen Kropf und Zwischendarm durch vier Dinge charakterisiert. Zwei sind histologischer Art. Wir finden erstens eine Änderung in der inneren Auskleidung: der Kropf besitzt, wie oben erwähnt, bei *Echiurus* ein in Längsreihen angeordnetes Zottenepithel oder bei *Thalassema* wenigstens eine charakteristische Längsstreifung Jameson). Am Zwischendarm besitzt das Epithel dagegen weder Zotten noch Wülste. Zweitens ändert sich an der Grenze vom Kropf zum Zwischendarm die Lagerung der Darmmuskulatur. Am ganzen Vorderabschnitt bis einschließlich zum Kropf liegt die Schicht der Ringmuskeln innen, diejenige der Längsmuskeln außen. Vom Zwischendarm an aber liegen die Längsmuskeln außen, die Ringmuskeln innen. Dieses Merkmal ist besonders interessant und gilt offenbar für alle Echiuriden.

Die beiden weiteren Merkmale sind topographischer Natur. Das eine liegt im Verhalten des dorsalen Blutgefäßes. Dieses tritt bei *E. echiurus* an der hinteren Grenze des Kropfes völlig an die Darmwand heran und umfaßt sie lose mit zwei Schenkeln, die sich auf der Ventralseite wieder vereinigen und als Ventralgefäß weiter zum Bauchmark hinlaufen. Man vgl. dafür Spengels 1880 Fig. 26 und für Thalassema Jamesons (1899) Fig. 12. Wo also dieser Blutgefäßring um den Darm gelegt ist, dort ist auch die Grenze zwischen Kropf und Zwischendarm zu suchen. Das letzte Merkmal endlich besteht in zwei Gebilden, die am Zwischendarm wahrzunehmen sind, und »die sich auch durch die beiden folgenden Abschnitte verfolgen lassen, nämlich eine von zwei Epithelleisten eingefaßte innere Wimperrinne und ein äußerlich über dieser verlaufendes dickes und schmales Längsmuskelband, beide . . . an der ventralen Seite des Darmes« (Spengel, 1880, S. 493; siehe auch Jameson, 1899, S. 548). Diese vier Merkmale sind auch bei unserem *E. abyssalis*, allerdings nur mehr oder weniger deutlich feststellbar.

Die histologischen Charaktere sind in den Fig. 18 und 19 gegeben. In Fig. 18, einem Stück Querschnitt durch den Anfang des Zwischendarms, fehlen am Epithel (*ept*) die Zotten, die das Epithel des Kropfes charakterisierten. Leider ist allerdings der Erhaltungszustand nicht sehr gut, wie sich an der schlechten Begrenzung des Epithels, das sich außerdem von der Muskulatur losgelöst hat, erkennen läßt. Überdies ist das Epithel sonst zum größten Teil vernichtet, vielleicht zerrieben durch den Darminhalt (Sand usw.). Unsere Figur gibt eines der wenigen besseren

Stücke. Dieselbe schlechte Erhaltung finden wir auch im folgenden Darmstück, dem Mitteldarm, von dem wiederum ein Querschnitt in Fig. 19 gezeichnet ist.

Uns interessiert weiter besonders der andere histologische Charakter, die Lagerung der Muskelschichten. Für sie sind die beiden Figuren klar. In Fig. 18 (Zwischendarm) ist die Ringmuskulatur (*rm*) noch ziemlich mächtig, und auch die Längsmuskulatur (*lm*) ist gut ausgebildet. In Fig. 19 (Mitteldarm) ist die Ringmuskulatur zwar sehr dünn, trotzdem aber, besonders in schiefen Schnitten, gut nachweisbar und die Längsmuskulatur wiederum wie am Zwischendarm von deutlicher Bildung. In beiden Figuren liegt die Ringmuskulatur außen, die Längsmuskulatur innen. Vergleichen wir damit den Kropf: Hier liegt umgekehrt die Ringmuskulatur (*rm*) dem inneren Epithel (*ept*) direkt auf und die Längsmuskeln (*lm*) liegen außen (Fig. 17). Man kann fragen, wie es schon Spengel 1880 getan hat, ob diese Umkehrung der Lagerung auf einer Durchkreuzung beruht, oder ob die Muskellagen im Bereich des Kropfes und des Zwischendarms unabhängig voneinander sind. Die geringe Muskelausbildung an der hinteren Grenze des Kropfes (Fig. 17) läßt sich eher für die zweite Möglichkeit verwerten, und es wäre darnach zu vermuten, daß die Muskelschichten des Kropfes an dessen hinterer Grenze auslaufen, und neue, umgekehrt gelagerte mit dem Zwischendarm beginnen.

Als drittes Argument kommt die Beziehung des dorsalen Blutgefäßes zum Darm in Betracht. Sein Verhalten ist bei unserer Form, wenn auch nicht völlig identisch mit der Beschreibung Spengels für *E. echiurus*, so doch durchaus in Parallele zu stellen. Es tritt in der Tat das dorsale Blutgefäß an das Ende des als Kropf gedeuteten Abschnittes dicht heran. Eine typische Umfassung des Kropfes aber findet nicht statt. Das Blutgefäß verbreitert sich statt dessen (Fig. 3) an der Darmwand und zieht sich allmählich an die ventrale Seite hinüber. Auf der Ventralseite geht es nicht sofort vom Darm ab und nach dem Bauchmark hin, vielmehr läuft es auf eine weite Strecke dem Zwischendarm entlang, ihn teilweise umfassend, bevor es sich vom Darm entfernt. Wir werden das gleiche Verhältnis auch in den metamorphosierten jungen Neapler Echiuren finden.

Endlich kann man (4. Argument) das Längsmuskelband deutlich an dem auf den Kropf folgenden Darmabschnitt nachweisen. Eine Wimperrinne läßt sich allerdings erst weiter hinten feststellen. Die Wandung ist im Bereich des Muskelbandes sonst ungefähr gleich entwickelt wie an anderen Stellen. Im Bereich des Mitteldarmes tritt dann das Längsmuskelband auf eine starke Zellenleiste über, die wir als Nebendarm betrachten werden.

Über den auf den Zwischendarm folgenden Mitteldarm ist, nachdem er schon mehrfach erwähnt wurde, nicht mehr viel zu sagen. Sein Epithel ist wohl noch niedriger als dasjenige des Zwischendarms, sonst sind kaum Unterschiede vorhanden. Wegen der Zerstörung des mittleren Rumpfgebietes ist an unserem Exemplar die Grenze zwischen Zwischendarm und Mitteldarm nicht sicher festzustellen, da ein weiter caudal liegendes sicher dem Mitteldarm zugehörendes Vergleichsstück fehlt.

Einige Worte müssen wir der besonderen Bildung des Mitteldarmes, dem Nebendarm widmen. Er wird von Spengel (1880) bei *E. echiurus* wie folgt charakterisiert: »Hinter dem

Zwischendarm teilt sich der Darm in zwei Kanäle von sehr ungleichem Durchmesser, die aber in ihrer ganzen Länge einander eng anliegen« (1880, S. 493). Der enge Kanal, der als Nebendarm bezeichnet wird, läuft dabei dem Hauptdarm in seiner ventralen Mittellinie entlang, der oben genannten vom Zwischendarm kommenden Wimperrinne dicht anliegend. Dagegen »das Mukelband hat den Hauptdarm verlassen und verläuft an der ventralen Seite des Nebendarms« (l. c. S. 494).

Einen dieser Beschreibung entsprechenden, typisch ausgebildeten Nebendarm besitzt, soweit das eine Exemplar maßgebend sein kann, allem Anschein nach unser *Echiurus abyssalis* nicht. Es mag dies mit der sehr magern Ausbildung des Darmes überhaupt zusammenhängen. Es mag teilweise vielleicht auch auf die schlechte Erhaltung dieses Abschnittes zurückzuführen sein. In Fig. 19 ist ein ventrales Stück des Mitteldarms gezeichnet. Als Nebendarm (*nd*) kann nur die hier im Querschnitt getroffene umfangreiche Zellenleiste betrachtet werden, an dessen Außenseite auch in der Tat der von Spengel erwähnte Längsmuskelstrang (*lm*) — natürlich ebenfalls quer getroffen — hinzieht. Ein Lumen, wie es der typische Nebendarm des *E. echiurus* zeigt, besitzt jedoch die Zellenleiste nicht. Man könnte entgegen dieser Auffassung vielleicht annehmen, das abgebildete Stück gehöre noch zum Zwischendarm, wo, wie wir sahen, das Längsmuskelband an einer Wimperrinne hinzieht, und es ist deshalb die Bezeichnung *nd* in Fig. 19 mit Fragezeichen versehen. Immerhin ist das hier vorliegende Stück von dem sicher zum Zwischendarm gehörenden der Fig. 18 deutlich verschieden, nicht nur dadurch, daß dort die Zellenleiste fehlt, sondern auch in der Ausbildung des Epithels sind Unterschiede zu finden. Die Zellen sind hier mehr lappig und springen in das Darmlumen vor. Ferner läßt sich für die oben vertretene Auffassung geltend machen, daß in der Zone, wo dieses Nebendarmrudiment beginnt, das ventrale Blutgefäß vom Darm abgeht, was auf Grund embryologischer Ergebnisse (vgl. 2. Abt., IV, Abschnitt E) für die von uns vertretene Deutung spricht. In den frischmetamorphosierten Tieren (siehe Fig. 82 und 85*a*) ist allerdings ein vom Hauptdarm deutlich getrennter Nebendarm vorhanden. Wenn die Larve zur Spezies *abyssalis* gehört, was kaum bezweifelt werden darf, und wenn der Befund an unserem erwachsenen Exemplar für die Spezies *abyssalis* typisch ist, so ist während des Heranwachsens des Wurmes eine Verkümmerung dieses Kanals eingetreten. Dies stimmt mit dem allgemeinen Eindruck der mangelhaften Ausbildung, den man von dem Darm der erwachsenen und typisch geschlechtsreifen Mittelmeerform gewinnt, durchaus überein.

Über den Hinterdarm endlich ist nur zu sagen, was auch bereits Spengel über *E. echiurus* gesagt hat. Seine Grenze gegen den Mitteldarm wird durch die hintere Einmündung des Nebendarmes in den Hauptdarm bezeichnet. Es läuft in ihm nur eine Wimperrinne und das ventrale Längsmuskelband fort. Das Grenzstück nach vorn ist in unserem Tier nicht erhalten. Wohl aber läßt sich im hinteren Teil, wenn auch in geringer Ausbildung die Wimperrinne und das Längsmuskelband beobachten. Es gleicht also der Hinterdarm in dieser Hinsicht dem Zwischendarm.

Über den histologischen Bau des Hinterdarmes ist für die Spezies *abyssalis* wenig zu berichten. Das Epithel ist sehr niedrig und zellenarm. Außen, gegen das Cölom wird es von

der Splanchnopleura bedeckt. Zwischen beiden ist ein auffallender Zwischenraum mit einzelnen Zellen, die etwas an Blutzellen erinnern. Dicht an der Außenfläche des Darmepithels selbst liegt eine Schicht deutlicher Längsmuskeln. Unter der Spanchnopleura dagegen finden wir Ringmuskeln, die sich besonders auf schiefen Schnitten leicht nachweisen lassen. Eine Abbildung habe ich nicht gegeben.

3. Der Afterdarm.

Der letzte Darmabschnitt des ganzen Darmsystems ist der Afterdarm, ein kurzer Kanal, den bei *E. echiurus* Spengel mit Recht »wegen des Baues seiner Wandungen nicht zum eigentlichen Darm zählen möchte« (1880, S. 498). »Sein Epithel gleicht dem der äußeren Haut, und unter demselben liegen dicht gehäufte, einzellige Drüsen, die durchaus mit denen der Haut übereinstimmen.« In Fig. 20 ist ein Sektor aus einem Querschnitt durch diesen Darmteil der Neapler Form abgebildet. Das Epithel (*ept*) bildet weitvorspringende, mit Wimpern besetzte Falten. Dann folgen Ringmuskeln (*rm*), welche hier als Sphincter fungieren. Dann eine mächtige, stark mit Muskeln durchsetzte Lage blasiger Zellen (*bgw*), deren Natur mir nicht klar geworden ist, und endlich das Peritoneum (*pr*). Es ist hervorzuheben, daß, wie schon Spengel gefunden hat, die noch im Hinterdarm beobachtete Längsmuskelschicht hier fehlt. Die blasigen Zellen entsprechen nach ihrer Lage und auch nach ihrem Bau wohl sicher den von Spengel erwähnten, dichtgehäuften einzelligen Drüsen. Ich möchte aber nicht als sicher zugeben, daß sie drüsigen Charakter haben; sie zeigen niemals Ausführungskanäle und enthalten offenbar kein Sekret. Vielmehr haben sie einen der Cutis ähnlichen Habitus. Die dieses Parenchym durchsetzenden Muskeln scheinen manchmal in die blasigen Zellen hineinzureichen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den in der Larve gefundenen Längsmuskelzellen besitzen.

Bevor ich diesen Abschnitt über den Darm schließe, muß ich kurz noch die Höhe der Differenzierung der Darmgewebe bei unserem Neapler *E. abyssalis* und dem *E. echiurus* allgemein in Parallele stellen. Ich habe schon an verschiedenen Stellen auf die dürftige Ausbildung des Darmes bei unserem Exemplar hingewiesen. Gegenüber *E. echiurus**) ist schon die Länge des Darms, verglichen mit der Länge des ganzen Tieres, eine bedeutend geringere. Es fehlt uns allerdings der mittlere Teil des Darmtraktes; doch tritt hier eine Angabe Skorikows ergänzend ein. »Der Darmkanal ist«, auch nach den Angaben dieses Autors, »nicht lang und bildet wenige schwache Krümmungen« (1905, S. 221). Ebenso dürftig sind auch die einzelnen Darmabschnitte. Der Pharynx bildet bei *E. echiurus* eine große Schlinge, der Ösophagus bildet ebenfalls einen Bogen, der Zwischendarm legt sich in Schlingen. Bei der Neapler Form aber verlaufen alle diese Abschnitte ungefähr gerade, wenn man von der einen kurzen innern Krümmung im Knäuel des Pharynx am Diaphragma absieht. Der Kropf ist bei beiden

---

*) Siehe außer Spengel, 1880, Fig. 1, auch Greef, 1879, Fig. 2.

Formen kurz. — Von den hinteren Darmteilen ist der Hinterdarm und der Afterdarm erhalten. Auch der Hinterdarm hat in unserer Form einen im wesentlichen geraden Verlauf, während er bei *E. echiurus* außerordentlich große Krümmungen beschreibt. Der Afterdarm fällt als kurzes Stück bei beiden Spezies außer Betracht. Es besitzt also der Darm unserer Spezies *E. abyssalis* schon seiner Länge nach in allen größeren Abschnitten einen kümmerlichen Charakter.

Genau dieselbe Armut zeigt auch der Bau der Wandungen in den mittleren verdauenden Darmabschnitten. Pharynx- und Ösophaguswände sind kräftig entwickelt, wenn sie auch relativ hinter den entsprechenden Teilen bei *E. echiurus* zurückbleiben und wesentlich zellenärmere Epithelien und weniger Muskulatur besitzen, als es nach *E. echiurus* bei entsprechender Verminderung der Proportionen zu erwarten wäre. Bei den mittleren Darmabschnitten aber genügt vollends ein Blick auf unsere Figuren 17—19 und 28 und ein Vergleich mit den entsprechenden Bildern der SPENGELschen Arbeit (1880) (seiner Fig 33: Zwischendarm, 35: Mitteldarm und 31: Hinterdarm), um den mageren Charakter des Verdauungssystems bei der Neapler Form zu beweisen.

E. Die Befestigung des Darmkanals an der Körperwand (Frenula und Mesenterien).

Die Befestigung des Darmes ist je nach dem Körperbereich sehr verschieden. Schon SPENGEL hat sich einläßlich mit diesen einigermaßen merkwürdigen Beziehungen beschäftigt (1880). Im entwicklungsgeschichtlichen Teil werden wir die Erklärung für die Verschiedenheiten zu geben versuchen.

Zur Erläuterung der Befestigung des Vorderdarmes dient Fig. 14, deren Querschnitte vornehmlich danach gewählt wurden, das verschiedene Verhalten der Darmbefestigung zu zeigen.

Im vordersten Körperbereich (Fig. 14a) finden wir radiäre von den verschiedensten Punkten des Hautmuskelschlauchs zum Darm, und zwar dem Pharynx sich spannende Stränge oder unregelmäßig septenartige Bänder (*fr*), die, mitunter verschmelzend oder sich teilend, oft durch weitere Strecken reichen.

Dasselbe ist von Schnitt 14b zu sagen. Auch da finden wir noch septenartige Frenula. Es ist zu beiden Schnitten zu bemerken, daß gerade die Darstellung der Septen schematisiert ist. Sie sind in Wirklichkeit unregelmäßiger und gehen nicht, wie es nach der schematischen Abbildung scheinen könnte, als kontinuierliche, regelmäßig meridional gestellte Scheidewände durch das ganze den Pharynx enthaltende Vorderende. Über die genauere Ausbildung gibt Fig. 15 Auskunft. In den Frenulis verlaufen Muskelfasern, welche beim Ansatz an die Körperwand allem Anschein nach in die rippenförmigen Ausläufer der Schrägmuskelschicht, von denen oben berichtet wurde (S. 10), übergehen.

»Etwas weiter hinten«, ich brauche SPENGELS Worte, die auch für unsere Form zutreffen, »aber verschwinden diese [die Frenula] und statt ihrer findet sich ein dünnes, zwei-

blätteriges Mesenterium, dessen Blätter zu beiden Seiten vom Bauchmark entspringen« (1880, S. 491)*). Diesen Zustand zeigt der Schnitt *c* der Fig. 14. Alle Frenula, bis auf zwei zu beiden Seiten des Bauchmarks, die auch schon weiter rostral, in Schnitt b (*phmst*) durch ihre Regelmäßigkeit und Kontinuität auffielen, sind verschwunden. Diese zwei aber, die wir als Pharynxmesenterien bezeichnen wollen, bleiben bestehen. Sie reichen in caudaler Richtung noch weiter bis in den Horizont des Schnittes d, wo das Diaphragma auftritt, jene schon weiter oben erwähnte Haut, die die Körperhöhle, wenn auch nur unvollständig, in zwei Räume trennt. An dieses Diaphragma setzen sie an. Es steht auf diese Weise, was auch Fig. 14 *D* zum Ausdruck bringt, der Pharynx mit dem Diaphragma in Zusammenhang. Ich werde auf das Diaphragma weiter unten noch zurückkommen.

Nach Spengel stehen »mit den Rändern [des Diaphragmas] die beiden Blätter des Pharynx-Mesenteriums in solcher Verbindung, daß die seitlichen Hälften des Diaphragmas als Fortsetzungen dieses Mesenteriums erscheinen« (1880, S. 492). Es deckt sich also meine Beschreibung vollständig mit der seinigen, wenigstens im Prinzipiellen, soweit sie nämlich den Zusammenhang der Mesenterien mit dem Diaphragma betrifft. Die Verhältnisse beim *Echiurus abyssalis* haben zudem den Vorteil, einfacher und übersichtlicher zu sein, da der Pharynx nicht den gewundenen Verlauf hat, und damit seine Mesenterien nicht die gekreuzte Lage wie bei *E. echiurus* einnehmen. Hinter dem Diaphragma enden**) in beiden *Echiurus*-Spezies die beiden Blätter des Pharynx-Mesenteriums, und es endet gleichzeitig, wie wir weiter oben (S. 21) gefunden haben, auch der Pharynx selbst.

Der folgende Darmabschnitt, der Ösophagus ist, wie wir oben schon gesagt haben, an der Rumpfwand nicht befestigt. Es sind hier keine Frenula vorhanden. In Übereinstimmung mit Spengels Darstellung (1880) tritt das dorsale Blutgefäß mit dem hinteren Teil des Ösophagus und zum Kropf in Beziehung.

Die drei mittleren Darmabschnitte, Zwischen-, Mittel- und Hinterdarm, gleichen nach Spengel (1880) bei *E. echiurus* (ähnlich auch bei *Thalassema*, Jameson, 1899, S. 558) einander »hinsichtlich ihrer Befestigung an der Leibeswand, die bei ihnen ausschließlich durch zarte, muskulöse Frenula geschieht, welche von der dorsalen Mittellinie des Darmes entspringen und sich an die verschiedensten Stellen des Hautmuskelschlauchs ansetzen« (S. 494). Es ist wegen entwicklungsgeschichtlicher Befunde, die im zweiten Hauptteil mitgeteilt werden (EG. IV, Abschnitt F), besonderes Gewicht auf den Passus zu legen, daß die Insertion der Frenula nur an der dorsalen Mittellinie und nicht an beliebigen Stellen der Darmwand geschieht. In unserem erwachsenen *abyssalis*-Exemplar ist von solchen Fäden höchstens am Hinterdarm etwas zu sehen.

---

*) Vgl. auch Seitz, 1907, Fig. 19 (*Urechis*).

**) Ebenso (bei Berücksichtigung der anderen Nomenklatur) bei *Thalassema* nach Jamesons Arbeit (l. c. S. 558), wo jedoch die prinzipielle Verschiedenheit der Pharynx-Mesenterien gegenüber der Mitteldarm-Befestigung nicht berücksichtigt wird.

Wieder andere Verhältnisse finden wir endlich am Afterdarm. Es trifft auch für unsere Spezies zu, was SPENGEL*) geschrieben hat, daß »in ganz entsprechender Weise, wie am Anfange des Pharynx . . . die Frenula sich radiär um den Darm gruppieren und von allen Seiten desselben entspringen« (1880, S. 494). Auch sie enthalten wie die Frenula des Pharynx zahlreiche Längsmuskeln, die am Darm aus dem muskeldurchsetzten Bindegewebe heraustreten (*bgw* Fig. 20) und an der Körperwand in die Längsmuskelschicht (möglicherweise hier und da in die äußere Ringmuskelschicht) übergehen, nicht aber, wie es beim Pharynx wahrscheinlich war, in die Ausläufer der Schrägmuskulatur. Diese hört an der Grenze, wo die Frenula beginnen, auf. Das hinter ihr gelegene Körperende ist von einem lockeren Bindegewebe erfüllt, dessen Anfang in Fig. 8 (*bgw*) zu sehen ist, und das eine große Ähnlichkeit mit dem Mesenchym der alten Larve besitzt.

F. Das Peritoneum und das Diaphragma.

Das Peritoneum, die Auskleidung der Leibeshöhle, besteht aus den beiden üblichen Teilen, der Somatopleura, welche den Hautmuskelschlauch auskleidet, und der Splanchnopleura, welche den Darm überzieht. Außerdem ist es an besonderen schon erwähnten Bildungen beteiligt, den Frenulis, Mesenterien und dem Diaphragma.

Es wäre allerdings bereits hier die Frage zu stellen, ob der peritoneale Überzug im ganzen Bereich des Rumpfes gleichwertig ist. Wir werden auf diese Frage jedoch erst im entwicklungsgeschichtlichen Teil der Arbeit eingehen können.

1. Die Somatopleura und Splanchnopleura.

Wir können uns hier sehr kurz fassen, da diese Bildungen keine Besonderheiten zeigen. Es seien lediglich die Figuren aufgezählt, wo die Somatopleura zu sehen ist. In Fig. 7 und 9, Schnitten durch den Hautmuskelschlauch mittlerer Körperregionen, liegt der inneren Schrägmuskelschicht eine ganz dünne, oft schwer feststellbare Haut (*sopl*) mit sehr vereinzelten Kernen auf, die oft die einzigen Kennzeichen für die Gegenwart der Somatopleura sind. Ferner sehen wir eine derartige Haut als Abgrenzung gegen die Leibeshöhle in Fig. 8, 13, 21, (*sopl*), Fig. 26 und 27 (*pr*). In manchen Fällen ist das Peritoneum durch eine stärkere Entwicklung von cutisartigem Bindegewebe (Fig. 8, 13 und 27, *bgw*) von den Muskelschichten oder vom Bauchmark (Fig. 29) abgehoben und leichter wahrnehmbar.

Man findet, was ich hier im Hinblick auf die Entwicklungsgeschichte bemerken möchte, eine peritonale Auskleidung (*pr* auch im Vorder- und Hinterbereich Fig. 20 der Rumpfhöhle, insbesondere in Fig. 26 und 27, Schnitten durch den vor dem Diaphragma liegenden Raum.

---

*) Ähnliche Verhältnisse gibt auch JAMESON (1899, S. 559) für *Thalassema* an.

Die Splanchnopleura bildet einen ähnlichen, ebenfalls sehr zellenarmen Überzug auf dem Darm. Ich verweise für sie auf die Figuren der Darmwandquerschnitte: Zwischendarm Fig. 18, Mitteldarm Fig. 19 *sppl*, Ösophagus Fig. 16, Pharynx Fig. 15, *pr*. Die Frage, ob diese Überzüge an allen Darmteilen gleichwertig sind, lasse ich hier außer Betracht. Typischen Charakter einer Splanchnopleura hat der Überzug am Zwischendarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Er hebt sich im Bereich des Mitteldarms und Hinterdarms streckenweise von der Darmwand ab. Wir werden darauf noch im Kapitel über das Blutgefäß-System zurückkommen. Dagegen sind am Pharynx besondere Verhältnisse zu beobachten. Hier ist, wie schon oben S. 21 berichtet wurde, die Längsmuskulatur von einem bindegewebeartigen Überzug bedeckt (*bgw*), der gegen die Rumpfhöhle hin nur unregelmäßig durch eine membranähnliche Bildung abgegrenzt wird. Ähnliche Beobachtungen lassen sich auch für den Afterdarm anführen. Am Ösophagus endlich (Fig. 16 *pr*) ist der Überzug viel zellenreicher und liegt der Längsmuskelschicht dicht auf. Am Kropf schließlich (Fig. 17 *pr*) ist der Überzug wieder etwas modifiziert; er ist membranartig und sehr kernarm. In der Figur kommt er schlechter zum Ausdruck als im Präparat.

2. Das Diaphragma.

Außer der normalen peritonealen Auskleidung in der Körperhöhle des *Echiurus* müssen wir noch eine besondere Bildung des Peritoneums betrachten: das Diaphragma. Wir haben schon weiter oben seiner erwähnt, da es in Zusammenhang mit den Frenula und dem Pharynx steht und wollen jetzt noch eine zusammenhängende Darstellung geben. Es wurde bereits oben gesagt, daß das Diaphragma eine Haut ist, die sich annähernd quer durch die Leibeshöhle spannt und in der Mitte ein weites Loch besitzt, durch das der Darm hindurchtritt. Fig. 3 gibt uns in der Form einer Umrißlinie (*di*) die Lage dieser Membran in der Körperhöhle. Das Diaphragma liegt darnach zwischen dem dritten und vierten Hauptpapillenkranz, dicht vor den Austrittsstellen der Borsten und setzt auf der Dorsalseite etwas weiter rostral an als auf der Bauchseite. Es reicht dorsal bis zu dem vor den Borsten liegenden nächsten Ring kleiner Papillen (in Fig. 1 mit *IIIb* bezeichnet heran; somit liegen vor dem Diaphragma drei Hauptpapillenringe. Diese Lage ist der entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse wegen von Interesse, denn sie steht mit den im entwicklungsgeschichtlichen Teil beschriebenen Beobachtungen in gewissem Widerspruch. Wir werden sehen, daß in jungen, gezüchteten Neapler *Echiuren* (Fig. 4 und 5, 103 und 91) und auch in den Metamorphosestadien das Diaphragma stets weiter vorn gelegen ist und durch drei Papillenkränze von den Borsten getrennt wird. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Diskrepanz für die Frage der Zugehörigkeit der Neapler *Echiurus*-Larve zu der Spezies *abyssalis* (erwachsener Neapler *Echiurus*) von Bedeutung ist. Wir werden aber sehen, daß sich eine gewisse Erklärung finden läßt. In der Spengelschen Darstellung von 1880 und 1912a sind über die genaue Lage des Diaphragmas bei *E. echiurus* keine Einzelheiten angegeben. Ich habe mich deshalb an Herrn Geheimrat

Spengel um Material von *E. echiurus* gewandt und von ihm nebst den Vorderstücken einiger Tiere auch ein topographisches Präparat des Diaphragmas und der angrenzenden Wandteile erhalten. Es geht aus den daran gemachten Beobachtungen ohne weiteres hervor, daß auch bei *E. echiurus* die Lage des Diaphragmas dieselbe wie bei unserer Spezies ist. Es setzt ebenfalls dicht hinter den Borsten an. Man wird danach diese Lage für beide Spezies als typisch betrachten müssen.

Die genaueren Verhältnisse des Diaphragmas sind in Fig. 14*d* abgebildet. Der gezeichnete Schnitt ist, wie schon auf S. 21 gesagt wurde, kein genauer Querschnitt, vielmehr steht er, entsprechend der Lage des Diaphragmas, etwas schief der Bauchseite zugeneigt. In der dorsalen Mittellinie ist der oberste Zipfel des Diaphragmas angeschnitten; wir können dort im Querschnitt den dünnen, membranartigen Charakter gut erkennen*). In der Mitte sehen wir die große Öffnung, durch die der Darm hindurchtritt. An der Ventralseite geht das Diaphragma, wie wir oben schon geschrieben, in die Blätter des Pharynx-Mesenteriums (*phmst*) über, zwei Lamellen, die sich von beiden Seiten des Bauchmarks zum Darm spannen. Zwischen ihnen beiden ist das Diaphragma unterbrochen. Durch sie hängt es andererseits mit der Wandung des Pharynx selbst zusammen. Es besteht also, wie die Figur gut erkennen läßt, das Diaphragma aus einem rechten und aus einem linken Membranbogen, welche in der dorsalen Medianlinie zusammenhängen, während sie in der ventralen Mediane getrennt bleiben und nach vorn in die beiden Blätter der am Pharynx sich ansetzenden Mesenterien übergehen. Zwischen beiden Blättern läuft das Bauchmark durch.

Vergleichen wir diese relativ einfache Topographie mit der von Spengel für den *E. echiurus* (1880) gegebenen. »Dieses Diaphragma«, schreibt Spengel, »ist eine dünne, durchsichtige, von feinen Muskelfäden durchzogene Membran, die sich vor den Bauchborsten senkrecht durch die Leibeshöhle ausspannt und nur durchbrochen ist von einem etwa ihr Centrum einnehmenden Loche, das sich in einen bis auf die ventrale Leibeswand herabreichenden, senkrechten Schlitz fortsetzt« (1880, S. 492). Bis hierhin stimmt die Beschreibung mit unseren Beobachtungen völlig überein, da auch bei unserer Form das Diaphragma ventral unterbrochen ist, wodurch das Bauchmark frei bleibt, und der bis zum Bauchmark reichende Schlitz entsteht. Differenzen aber treten auf beim weiteren Verfolgen des Spengelschen Textes. Es findet nämlich bei der Bildung des Schlitzes »eine Kreuzung der beiden Ränder statt«. Es verlängert sich »der linke Rand des Schlitzes . . . nach rechts, um sich an das Hinterende des Pharynx anzusetzen« »Der rechte Rand dagegen verlängert sich nach links und tritt dabei vor den linken, so daß eine Kreuzung der beiden Ränder stattfindet. Von vorn her aber stehen mit den Rändern die beiden Blätter des Pharynxmesenteriums in solcher Verbindung, daß die seitlichen Hälften des Diaphragmas als Fortsetzungen dieses Mesenteriums erscheinen. Dadurch aber, daß die Pharynxschlinge samt dem sie haltenden fächerförmigen Mesenterium durch die Öffnung des Diaphragmas nach hinten tritt, wird das topographische Verhalten

*) Ein ähnlicher Anschnitt ist in Fig. 26 abgebildet.

äußerst kompliziert und schwer verständlich. Die Schwierigkeit . . . wird noch dadurch erhöht, daß die Schlinge zum Diaphragma zurücktritt und sich hier einerseits mit dem rechten Rande der Öffnung desselben, andererseits mit der obenerwähnten Verlängerung des linken Schlitzrandes auf die rechte Seite verbindet« (l. c. S. 492). Aus dem zitierten Text, für dessen weiteres Verständnis ich auf das Original verweisen muß, ergibt sich, daß unser Neapler *Echiurus* von der Nordseeform durch größere Einfachheit und Übersichtlichkeit im Verhalten des Diaphragmas und seines Verhältnisses zum Pharynx charakterisiert ist. Trotzdem ist unschwer die Parallele zu ziehen. Der Hauptpunkt nämlich, die Verwachsung des Pharynx vermittels seiner Mesenterien mit dem Diaphragma trifft, wenn man von den Einzelheiten absieht, bei beiden Spezies in gleicher Weise zu. Die Differenz beruht lediglich auf zwei Punkten: Einerseits kreuzen sich bei *E. abyssalis* die Diaphragmaränder nicht. Die Haut geht glatt und gerade in die Mesenterien über. Andererseits bildet der Pharynx infolge seiner geringen Länge keine große, durch die Öffnung des Diaphragmas hindurchtretende Schlinge, welche die Topographie verschleiert. Er steht nicht an zwei verschiedenen Stellen, sondern nur auf einer kurzen Strecke mit dem Diaphragma in Zusammenhang, und es läßt sich leicht zeigen, wo bei dem Neapler *Echiurus* dasjenige Stück des Pharynx liegt, welches der Schlinge bei *E. echiurus* entspricht. Wir haben bei Besprechung des Pharynx dessen allgemein geraden Verlauf erwähnt und auch hinzugefügt, daß nur an einer Stelle, am Diaphragma, ein Knäuel gebildet wird und zwar dadurch, daß hier das Lumen des Pharynx eine S-förmige Biegung macht. Zum Knäuel wird sie dadurch, daß das ganze S-Knie nicht frei in der Leibeshöhle verläuft, sondern daß sie von einem sackartigen Überzug des Peritoneums eingeschlossen ist. Ich habe auf eine Abbildung verzichtet. Sie ließe sich, da wir keine Sagittalschnitte besitzen, nur durch Wiedergabe einer größeren Zahl aufeinanderfolgender Querschnitte geben. Wir werden aber diesen Knäuel noch deutlicher in den Metamorphosestadien, wie sie in Fig. 91 u. a abgebildet sind, antreffen. In ihm hat also auch unsere Form eine, wenn auch nur rudimentäre Schlinge, welche prinzipiell die für *E. echiurus* beschriebenen Beziehungen zu den Mesenterien und dem Diaphragma besitzt. Daß nicht nur ihre Endpunkte festhängen, wie bei *E. echiurus*, wo der mittlere Teil in die Körperhöhle herunterhängt (mit dem Mesenterium allerdings ebenfalls verbunden) kann ohne Schwierigkeit durch die geringe Ausdehnung der Schlinge selbst erklärt werden. Andererseits werfen, wenn wir auch die Entwicklung des *E. echiurus* nicht kennen, die einfachen Verhältnisse bei *E. abyssalis* wiederum ein Licht auf das Zustandekommen der Komplikationen bei *E. echiurus*. Die Kreuzung der Diaphragmaränder, das fächerförmige Mesenterium der Darmschlinge sind als Folgeerscheinungen der bedeutenden Längenzunahme im Bereich der S-förmigen Pharynxkrümmung zu erklären.

Über den Bau des Diaphragmas ist wenig zu sagen. Fig. 26 zeigt es im Querschnitt. Er besteht aus zwei Blättern, zwischen denen unbedeutende Muskeln verlaufen.

Auf die Beziehung des dorsalen Mesenterialgefäßes, welches vom Darm zum Kopflappen zieht, zum Diaphragma gehe ich im folgenden Abschnitt G ein.

G. Das Blutgefäßsystem.

Eigene Beobachtungen.

Da dem Tiere der Kopflappen fehlt, kann ich natürlich nur die Gefäße des Rumpfes beschreiben. Ich verweise aber zur Ergänzung auf die Beschreibung des jungen, gezüchteten Neapler *Echiurus* (Fig. 4) und die Schilderung seiner Kopflappengefäße, wodurch die Lücke einigermaßen ausgefüllt wird.

1. Die Topographie.

Für die Topographie der Blutgefäße im Rumpf kommt lediglich der vordere Teil des Körpers in Betracht, der glücklicherweise an unserem Tier vollkommen unbeschädigt war. Der hintere und mittlere Bereich des Körpers besitzt nur ein Gefäß, das auch im Vorderbereich schon vorhandene Bauchgefäß.

Fig. 3 stellt uns etwas schematisiert die Blutgefäße des Vorderkörpers dar. Die Zeichnung gibt eine Seitenansicht und beruht, wie schon oben erwähnt, auf einer Rekonstruktion der aus dem mir vorliegenden Exemplar hergestellten Schnittserie. Sie zeigt sehr deutlich das dem Bauchmark entlang laufende Bauchgefäß oder ventrale Längsgefäß, das sich auch über das gezeichnete Stück hinaus durch den Rumpf fortsetzt. Im hinteren Rumpfende ist sein Lumen obliteriert. Größtenteils liegt das Gefäß dem Nervenstrang dicht an, mit ihm durch ein Mesenterium verbunden. Im vordersten Teil des Rumpfes, etwa von dem Diaphragma an nach vorn, löst es sich vom Bauchmark los und nähert sich allmählich dem Pharynx. Nach den vor allem auf Spengels Arbeit (1880, S. 509) über *E. echiurus* beruhenden Kenntnissen geht dieses Gefäß in den Kopflappen über und gabelt sich dort in die zwei an den Seitenrändern derselben entlanglaufenden Gefäße. Es ist dies auch bei unserem jungen Tiere so.

Auf der Höhe des 5. Hauptpapillenringes geht von dem Bauchgefäß ein zum Darm hinziehendes Gefäß ab, daß wir, entsprechend seiner Entstehung aus dem ventralen Mesenterium, als ventrales Mesenterialgefäß (Fig. 3, *vmg*) bezeichnen wollen. Dieses Quergefäß läuft zunächst ungefähr lotrecht zum Bauchmark ins Innere, dort kreuzt es sich mit dem oben erwähnten (S. 13) von der linken Borste ausgehenden Teil des Interbasalmuskels (*ibm*) und biegt von der Kreuzungsstelle nach hinten ab. Es läuft sodann bei unserem Exemplar der Wandung des rechten vorderen Nephridiums entlang, geht weiter frei durch die Leibeshöhle nach hinten und legt sich endlich in der ventralen Mediane der Darmwand an, und zwar ungefähr an der Grenze von Zwischendarm (*zwd*) und Mitteldarm (*md*), d. h. dort, wo der Nebendarm (*nd*) seinen Anfang nimmt.

Von Interesse ist, wegen des Vergleichs mit *E. echiurus*, die Beziehung des ventralen Mesenterialgefäßes zum Interbasalmuskel. Wir haben bei Besprechung der Bewe-

gungsmuskulatur der Borsten schon hervorgehoben, daß bei unserem Exemplar der mittlere Teil des Interbasalmuskels fehlt, so daß nur die zwei an die Borstensäcke ansetzenden Endteile erhalten sind. Mit dem Ende des linksseitigen dieser Stränge ist das Blutgefäß verwachsen. Das Gefäß biegt in enger Windung um den Muskel herum. Ich habe die Kreuzungsstelle in Fig. 25 gezeichnet. Die Figur ist aus einer ganzen Reihe von Schnitten kombiniert. Auffallend ist das obliterierte Endstück des Muskels, von gallertigem Habitus, um das das Gefäß herumbiegt und von dem aus sich einzelne Muskelfasern nach verschiedenen Richtungen zerstreuen. Es ist wesentlich zu bemerken, daß das Mesenterialgefäß in seinem ganzen Verlauf ein ungeteiltes Rohr bleibt, und nicht wie bei *E. echiurus* den charakteristischen Ring bildet, durch den der Interbasalmuskel hindurchtritt.

Wie ein ventrales, so gibt es auch ein dorsales Mesenterialgefäß (*dmg*). Dieses verbindet den Darm mit der dorsalen Rumpfwand. (Seine Ansatzstelle an der Darmwand ist in Fig. 3 durch × bezeichnet.)

Die beiden Mesenterialgefäße hängen, wie wir weiter unten sehen werden, um den Darm herum durch ein Darmgefäß (*ig*) zusammen.

Nach vorn führt das dorsale Mesenterialgefäß der dorsalen Mittellinie entlang weiter. Wir wollen den Teil, der nach vorn durch den Übertritt in den Kopflappen, nach hinten am Diaphragma durch den Übergang in das Mesenterialgefäß begrenzt wird, als Dorsalgefäß (*dg*) bezeichnen. Allerdings werden wir von dieser Bezeichnung weniger beim vorliegenden, als bei den entwicklungsgeschichtlichen Stadien, wo die Grenzen deutlicher sind, Gebrauch machen.

Einzelheiten dieser topographischen Verhältnisse sind in Fig. 14 *a—d* dargestellt. Das vom Kopflappen herkommende Dorsalgefäß (*dg*) läuft der Körperwand entlang, bis zum Diaphragma. Wir sehen in den Fig. 14 *a—c* seinen Querschnitt und seinen Verlauf. In Fig. 14 *d* tritt es (als Mesenterialgefäß) auf das Diaphragma über und geht an diesem, der nach vorn gekehrten Fläche anhängend, entlang. Dann löst es sich vom Diaphragma los, durchquert frei die Leibeshöhle und tritt an den hinteren Teil des Ösophagus heran, wie wir dies bei Besprechung des Darmsystems schon erwähnt haben. Wir sehen den freien Teil auf Fig. 14 *d* in die Tiefe laufen. Dem Ösophagus zieht es als noch rundliches Gefäß entlang, mit ihm durch ein sich allmählich verkürzendes Mesenterium verbunden. Im Bereich des Kropfes geht es in das Darmgefäß (*ig*) über. Dies ist ein sich am Kropf und Zwischendarm immer mehr verbreiternder Schlauch, der sich der Darmwand allmählich dicht anlegt und einen flachen, die Darmwand mehr oder weniger umfassenden Sack bildet. Wir werden sehen, daß dieser Gefäßteil streckenweise den Charakter eines Darmblutsinus besitzt, dessen Lumen nach der Leibeshöhle hin von der Splanchnopleura, gegen den Darm hin aber von der Darmwand, resp. deren Muskulatur, begrenzt wird. Das Darmgefäß ist in Fig. 3 (*ig*) als roter Überzug auf einem Teil des Zwischen- und Mitteldarms zu erkennen. Übrigens sind seine Grenzen am Mitteldarm schwer feststellbar. In dieser Beziehung kann die Fig. 3 lediglich als Schema gelten, um so mehr als der Erhaltungszustand der mittleren

Darmteile, wie oben erwähnt, zu wünschen übrig ließ. Auf der Ventralseite führt das Darmgefäß in das ventrale Mesenterialgefäß, von dem wir schon gesprochen haben, über. Ein klar vom dorsalen in das ventrale Mesenterialgefäß durchgehendes Lumen ist nicht zu finden, da der Darmsinus vielerorts kaum einen Hohlraum und oft sehr dünne, sich wirr faltende Wände hat. Endlich ist noch zu erwähnen, daß bei *E. echiurus* und bei dem jungen Neapler *Echiurus abyssalis* das Dorsalgefäß dorsal vom Pharynx in den Kopflappen eintritt und diesen als mittleres oder dorsales Kopflappengefäß (*dkg*) bis zum vorderen Rande durchzieht. Dort geht es in die seitlichen Kopflappengefäße über. Für das erwachsene Neapler Tier können wir, da der Kopflappen fehlt, keine entsprechende Angabe machen.

Weitere Gefäße hat das mir vorliegende Tier nicht, und es sind auch, nach den Kenntnissen von *E. echiurus* zu schließen, keine weiteren zu erwarten.

Dagegen sind noch mit wenigen Worten mehrere eigentümliche Anhängsel des Darmgefäßes zu erwähnen, deren Bedeutung mir unbekannt blieb. Das Tier besitzt, wie unsere Fig. 3 zeigt, zwei Paare von Nephridien. Das vordere Paar besteht in unserem Individium (vergl. S. 41) aus einem großen und einem kleinen, das hintere Paar aus zwei etwa gleich großen Schläuchen. An beide Schläuche des hinteren Paares geht vom Darmgefäße je ein blindsackartiges, gefäßähnliches Gebilde aus, das mit blutkörperartigen Zellen stellenweise prall gefüllt ist. Ein gleicher Blindsack geht auch an das große Nephridium des Vorderpaares, nicht aber an das kleinere. Auf eine Abbildung habe ich verzichtet.

2. Der Bau der Gefäße.

Wir haben außer der Topographie noch den Bau der verschiedenen Gefäße zu betrachten.

Das ventrale Längsgefäß. In Fig. 7 ist ein Querschnitt (*vg*) durch das Bauchgefäß aus der mittleren Körperregion (ca. VI. Papillenkranz) abgebildet. Seine Wandung ist ziemlich dünn. Man kann an ihr nur eine Schicht unterscheiden. Im Lumen liegen einige Blutzellen.

Von Muskeln besitzt das Blutgefäß nur außerordentlich feine Längsfibrillen, die bei dem relativ kleinen Maßstab der Figur nicht wahrnehmbar sind. Die Wandung des Gefäßes geht in die Hülle des Bauchmarks über. Es wird dabei, was Fig. 7 allerdings nicht klar zum Ausdruck bringt, das Lumen des Gefäßes gegen das Bindegewebe dieser Hülle und des Gefäßansatzes nicht durch eine besondere Zellschicht abgegrenzt. Fig. 24, ein Schnitt durch das Bauchgefäß im Horizont des ventralen Mesenterialgefäßes, bringt dies deutlicher zur Darstellung.

Vor dem Diaphragma löst sich, wie wir gesehen haben (vgl. Fig. 14), das Bauchgefäß vom Bauchmark ab und geht näher an den Pharynx heran. Es wird dabei von den beiden Pharynx-Mesenterien gehalten, welche einerseits am Pharynx, andererseits neben dem Bauch-

mark ansetzen und von einem Peritoneum-artigen Überzug bekleidet sind, der auch auf das Bauchmark übergeht. Wir finden in diesem Teil die Wandung des Gefäßes so dünn und stets nur mit einer Lage von Kernen, daß sie noch sicherer wie bei Fig. 7 als einschichtig bezeichnet werden muß.

In Fig. 22, 21 und 15 sind drei Schnitte durch diesen Teil des Bauchgefäßes reproduziert. Sie folgen in größeren Abständen von hinten nach vorn: Fig. 22 liegt dicht hinter dem Horizont des Austritts der Borsten nach außen. Es sind noch die letzten Ausläufer des Pharynx-Mesenteriums getroffen. Fig. 21 liegt vor den Borsten, annähernd im Horizont der Fig. 14 *d*, Fig. 15 endlich liegt in der Höhe des zweiten Papillenringes (vgl. Fig. 3). Ich bespreche zuerst Fig. 15 und 21. Die Wandung geht hier ohne Unterbrechung in den Überzug der Pharynx-Mesenterien oder in den Pharynxüberzug selbst über. Man betrachte dafür besonders in Fig. 15 den linken Ansatz des Gefäßes an das Mesenterium und den rechten Ansatz an die Umhüllung des Pharynx. Das Lumen des Gefäßes ist von dem Bindegewebe, das den Raum zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums ausfüllt, nicht durch eine besondere Zellenlage, sondern durch die Grenze des Parenchyms selbst abgegrenzt. — In Fig. 22 ist der Schnitt abgebildet, der näher am Übergang des Mesenterialgefäßes in das Bauchgefäß liegt. Wieder setzt sich die Gefäßwandung kontinuierlich in die Membran fort, welche die Ausläufer der Pharynx-Mesenterien und das Bauchmark überzieht, und wiederum ist keine scharfe Abgrenzung gegen das zwischen den peritonealen Blättern gelegene Gewebe*) (*bgw*) vorhanden. Über die Muskulatur der Wandung dieses Gefäßabschnittes habe ich nur wenig Beobachtungen gemacht. Es sind wohl sicher Längsmuskelfasern (*lm*, Fig. 21 und 22) vorhanden, da man hier und dort in der Membran Verdickungen sieht, die als Faserquerschnitte zu deuten sind.

An der Wandung des Bauchgefäßes werden im hinteren Teil des Tieres die Geschlechtszellen, in unserem Exemplar Eier entwickelt. Das Gefäß verliert dort sein regelmäßiges Lumen. Oft erscheint es durch gallertiges Bindegewebe (*bgw*) ausgefüllt. Ein Querschnitt ist in Fig. 29 gezeichnet. Ich werde auf diese Figur bei Besprechung des Ovars zurückkommen.

Das ventrale Mesenterialgefäß. Das an das Bauchgefäß zunächst ansetzende Stück des Mesenterialgefäßes ist in Fig. 24, die schon oben kurz berührt wurde, abgebildet. Es hat (*vmg*) eine stellenweise dickere Wandung, der nach innen lockeres Plasma angelagert ist, von dem unentschieden bleibe, ob es sich um eine selbständige Schicht handelt. Im Lumen des Gefäßes sind zahlreiche blutkörperartige Zellen vorhanden. An den näher dem Darm liegenden Stücken ist der erwähnte innere Plasmabelag nur gering oder er fehlt überhaupt. Die Wandung ist dann dünn und scheint einschichtig zu sein. Das Lumen ist, was gegenüber den Spengelschen Beobachtungen schon oben hervorgehoben wurde, im ganzen Verlauf einheitlich. In oder an der Wandung verlaufen Längsmuskelfibrillen, manche von ziemlich beträchtlicher Stärke. Es ist bemerkenswert, daß diese Muskelfasern oft in das Gefäß-

*) Dieses hat in der Reproduktion einen zu dunkeln Ton erhalten. Es ist im Präparat wesentlich heller und hebt sich damit schärfer vom Peritoneum ab.

lumen hineintreten und frei in ihm weiterlaufen. Wir finden dann ihre Querschnitte frei im Lumen gelegen.

Bei *E. echiurus* bildet, wie wir unten eingehender sehen werden, nach der SPENGELschen Beschreibung das Gefäß zwei Ringe. Durch den ventralen Ring tritt der Basalmuskel, der die beiden Borstensäcke verbindet, hindurch. Von diesem charakteristischen Verhalten ist bei *E. abyssalis* nichts vorhanden. Eine gewisse Parallele ist nur in der engen Verbindung der Gefäßwand und des Muskelstranges an der Kreuzungsstelle (vgl. Fig. 25) zu finden, wo das Gefäß aber wohlgemerkt dennoch als einheitliches, ungeteiltes Rohr an der Caudalseite des Muskels herumbiegt. Eine gewisse Verknüpfung durch Muskelfasern, die vom Muskel auf das Gefäß übertreten, scheint zu bestehen.

Das dorsale Mesenterialgefäß ist ähnlich dem ventralen gebaut und in Fig. 23 abgebildet. Es wird charakterisiert durch zwei auffallende, starke Längsmuskelzüge (*lm*), die zu beiden Seiten außen an der Gefäßwand entlang laufen. Wo sich das Gefäß an den Darm anheftet, geht die Gefäßwand in den Überzug des Darmes über. Dorsal schließt sich, wie in der topographischen Darstellung schon gesagt wurde, das Gefäß dem Diaphragma an. In Fig. 26 ist ein Schnitt durch Diaphragma und Gefäß (entsprechend dem Schnitt der Fig. 14 *d*) abgebildet und zwar geht er, wie Fig. 14 klar macht, durch jenen Diaphragma-Zipfel, der in der Rückenmediane in rostraler Richtung ausgreift. Die Diaphragma-Membran (*di*) stellt sich als eine aus zwei Blättern zusammengesetzte und von der Wandung aus in die Leibeshöhle vorspringende Haut dar, an deren vorderer Kante das Gefäß (*dmg*) hängt. Die beiden Blätter weichen in der Gegend des Gefäßes auseinander. Der zwischen ihnen liegende Raum ist von einer mit Muskeln durchsetzten gallertartigen Schicht ausgefüllt. Nur das eine Blatt des Diaphragmas, welches die dem Vorderende des Tieres zugekehrte Fläche bildet, geht auf das Gefäß über und endet jederseits in einem muskulösen Wulst (*lm*), die bei der Ablösung des Gefäßes vom Diaphragma auf die Gefäßwand übergehen und dort die beiden oben erwähnten in Fig. 23 abgebildeten Muskelstränge bilden. Sowohl am Diaphragma, als auch im Lumen des Gefäßes sind zahlreiche blutzellenähnliche Gebilde.

Das dorsale Längsgefäß. Man erkennt den Bau des Dorsalgefäßes (d. h. der Fortsetzung des dorsalen Mesenterialgefäßes nach vorn) in Fig. 27, die uns einen Querschnitt durch das Dorsalgefäß in der Höhe des zweiten Papillenhauptrings (vgl. Fig. 3) wiedergibt. Es war schon bei Fig. 26 auffallend, daß das Gefäß zum Teil zwischen den beiden äußeren Lamellen des Diaphragmas liegt, womit es sich in den zwischen den beiden Blättern des Diaphragmas gelegenen, von Bindegewebe erfüllten Raum einschiebt. Diese das Mesenterialgefäß einfassende Diaphragmahaut geht in das die Körperhöhle auskleidende Peritoneum (*pr*) über. Das Gefäß liegt dementsprechend, wie nun Fig. 27 deutlich zeigt, zum größten Teil in das zwischen Peritoneum und Muskulatur entwickelte, nach SPENGEL als Cutis zu bezeichnende gallertige Gewebe (*cu*) eingebettet, welche direkt an das Gefäßlumen angrenzt. Eine richtige Auskleidung durch eine besondere Zellschicht ist sehr oft nicht mehr vorhanden. Man erhält den Eindruck eines lakunären Rohres.

Zum Schluß endlich ist noch das Darmgefäß zu besprechen, welches die beiden Mesenterialgefäße dem Darm entlang verbindet. Es war leider bei meinem Exemplar an vielen Stellen zugleich mit dem Darm zerrissen, da sich der Darminhalt ungleichmäßig gut schneiden ließ. Ich kann daher über seinen Bau nur wenig zuverlässige Angaben machen. In Fig. 28 ist ein Schnitt durch die Zwischendarmwand (*ept*), Gefäßlumen (*ig*) und Gefäßwand abgebildet. Im Lumen liegen typische Blutzellen (*hz*). Dieser und ähnliche Schnitte der Serie geben den Eindruck, daß hier kein allseitig mit Wandung versehenes Gefäß vorhanden ist, sondern einfach der Zwischenraum als Lumen fungiert, der durch Abheben der Splanchnopleura von der Darmwand entsteht. Dabei liegt meistens die Längsmuskelschicht (*lm*) der Darmwand dicht an, während die unbedeutende Ringmuskulatur (*rm*, sie ist nur auf schrägtreffenden Schnitten gut zu sehen) mit der Splanchnopleura (*sppl*) abgehoben wird. Nach innen ist somit keine Gefäßwandung vorhanden. An anderen Stellen, näher gegen den Mitteldarm hin, ist eine solche jedoch zu finden. Dies ist ohne Frage so zu erklären, daß zuerst der Zwischenraum zwischen Darmwand und Mesoderm als Lumen dient — das Gefäß wäre damit als typischer Perivisceralsinus zu betrachten —, streckenweise dann aber eine Abgliederung des Gefäßes durch Bildung einer das Lumen von der Darmwand abgrenzenden Wandung zustande kommt. Wir werden bei *Bonellia* denselben Prozeß besser verfolgen können.

Über die Blutzellen (*hz*) ist nicht viel zu sagen. Ihre Beschaffenheit ersieht man aus zahlreichen Figuren (Fig. 15, 22—24, 26—28).

Die Angaben anderer Autoren.

Vor allem ist hier wiederum auf die treffliche Arbeit Spengels (1880) über *E. echiurus* hinzuweisen. Durch seine Beschreibung wurden zahlreiche Irrtümer Greefs (1879) ausgemerzt. Andere Autoren, nach Spengel besonders Rietsch (1886) und Jameson (1899) haben sich eingehend mit *Thalassema* und *Bonellia* beschäftigt. Ich gehe auf diese Arbeiten aber nur soweit ein, als besondere Parallelen in Frage kommen.

Die Angaben über den Bau der Gefäße seien vorausgenommen. Nach Spengels Darstellung sind bei *E. echiurus* alle Gefäße gleich gebaut mit Ausnahme des »medianen Kopflappengefäßes, das im Innern der bindegewebigen Grundsubstanz liegt und daher nicht vom Peritoneum überzogen ist«. Was Spengel für das mediane (dorsale) Kopflappengefäß berichtet, werden wir durch Beobachtungen an jungen, fertig metamorphosierten Echiuren im entwicklungsgeschichtlichen Teil für die Neapler-Form bestätigen können. Es gilt seine Angabe aber möglicherweise auch für die im Rumpf liegende Fortsetzung dieses Kopflappengefäßes, die wir als Dorsalgefäß bezeichnet haben. Für alle übrigen Gefäße läßt es Spengel unentschieden, »ob eine innere Zellenauskleidung vorhanden ist«. Ich fand«, sagt er, »nur eine dünne Membran mit eingestreuten Kernen und in oder auf dieser liegend Muskelfasern, vorwiegend longitudinale Bündel bildend, und als äußerste Schicht einen Peritonealzellenbelag« (1880, S. 510). Darnach sind also doch wohl zwei Schichten vorhanden. Rietsch (1886) hat über die Blut-

gefäße von *Bonellia* und *Thalassema* Angaben gemacht, die ich hier zitieren will. Man unterscheidet, sagt er, in bezug auf das dorsale Mesenterialgefäß der *Thalassema*, »une couche externe de cellules allongées perpendiculairement à la lumière du vaisseau et une couche interne de grandes cellules arrondies. . . Entre les deux couches viennent s'intercaler des fibres musculaires longitudinales, en général externes et des fibres transversales plus minces, en général internes; ordinairement elles sont encore séparées les unes des autres par des éléments cellulaires« (S. 411). Also ist dieses Gefäß mehrschichtig. Ebenso nach Rietsch das Bauchgefäß. »Le vaisseau ventral se compose d'une couche externe de cellules à peu près régulières et d'une couche externe de cellules allongées perpendiculairement à la lumière du canal; cette dernière se continue inférieurement sous forme d'une lame double constituant le mésentère, qui va s'attacher au cordon nerveux. Entre les deux couches . . . on trouve des fibres musculaires longitudinales et surtout des fibres transversales (annulaires)« (S. 412).

Es trifft für unser Objekt nach unserer Untersuchung weder die Spengelsche noch die Darstellung von Rietsch zu. Die Gefäße des *E. abyssalis* haben offenbar, wenn sie auch verschieden dicke Wände besitzen, soviel man nach den Beobachtungen an einem Tier beurteilen kann, keinen mehrschichtigen Bau. Ob dies eine sekundäre Abänderung ist, oder ein primärer Zustand, können unsere Beobachtungen am erwachsenen Tier naturgemäß nicht entscheiden.

Über die Topographie des Blutgefäßes haben außer Spengel (1880) wiederum Rietsch (1886) und nach ihm Jameson (1899) Angaben gemacht. Da gerade die Topographie unserer Form gewisse Abweichungen von den bisher bekannten Darstellungen bietet, sei darauf näher hingewiesen.

In bezug auf die Kopflappengefäße, wofür wir auf unseren gezüchteten jungen Neapler *Echiurus* verweisen (2. Abt. IV. Abschnitt G), ist kein topographischer Unterschied gegenüber Spengels Angaben. Eine schon mehrfach kurz erwähnte interessante Differenz aber zeigt das ventrale Mesenterialgefäß und das Darmgefäß. Ich schicke voraus, daß Spengel eine andere Nomenklatur verwendet. Er bezeichnet das ventrale Mesenterialgefäß, welches »das Darmgefäß mit dem Bauchgefäß verbindet«, als »Neuro-Intestinalanastomose«. Ich gebe im folgenden die Spengelsche hierauf bezügliche Beschreibung. Das Blutgefäßsystem »beschränkt sich auf ein dorsales und ein ventrales Gefäß und zwei diese verbindenden Schlingen, die allerdings nicht ohne weiteres als solche zu erkennen sind«. Als ventralen Längsstamm bezeichnet er dabei das ventrale Längsgefäß, als dorsalen Stamm aber das dorsale Kopflappengefäß und seine Fortsetzung* in die Rumpfhöhle. Als vordere Schlinge betrachtet er den durch den Kopflappen laufenden Bogen der seitlichen Kopflappengefäße, als zweite die oben genannte Anastomose. Der Schlingencharakter dieser zweiten Schlinge liegt darin, daß das dorsale Gefäß, nachdem es aus dem Kopflappen in die Rumpfhöhle übergetreten ist und sich dem Ösophagus und Kropf genähert hat, zwei Äste bildet, »die den

*) Diese steht nach Spengels Angabe mit der Rückenwand nur in loser Beziehung durch ein Mesenterium. Wir haben gesehen, daß das entsprechende Stück bei *E. abyssalis* sehr innig mit der Körperwand verbunden ist.

Anfang des Zwischendarms umgreifen und sich an der ventralen Seite desselben wieder zu einem Gefäß vereinigen. Dies läuft bis zum Basalmuskel der Bauchborsten und teilt sich dort abermals, so daß seine Äste diesen Muskel zwischen sich fassen«. Das als Neuro-Intestinalanastomose bezeichnete Stück bildet somit zwei Ringe, »einen Darmring und einen Muskelring«. Wir können es uns nach Spengel als Schlinge denken: aber »die Schenkel der Schlinge sind bis auf zwei Ringe miteinander verwachsen« (1880, S. 509).

Die Parallele zwischen dem *E. echiurus* und *E. abyssalis* läßt sich nun leicht aufzeigen. Gerade die der Neuro-Intestinalanastomose entsprechenden Teile verhalten sich bei *E. abyssalis* abweichend. Das ventrale Mesenterialgefäß bildet keinen Ring um den Borstenmuskel. Das Gefäß ist am erwachsenen *Echiurus* und ebenso in den metamorphosierenden Larven und jungen *Echiuriden* ein einfaches Gefäß. Ferner wird auch kein den Darm umfassender Ring gebildet, sondern ein mehr oder weniger vollständiger Darmblutsinus. Dies deutet darauf hin, daß die zwei Ringe erst sekundär entstanden sind, und die Anastomose nicht, wie Spengel interpretiert, als Anneliden-Gefäßschlinge betrachtet werden darf. Ich werde auf diese Frage im entwicklungsgeschichtlichen Teile näher eintreten.

Eine von Spengel abweichende Schilderung hat Rietsch (1886) für *Bonellia* und *Thalassema**), »du moins certains Thalassems« (S. 417) gegeben. Es wird dort kein geschlossener Darmring, sondern ein Darmsinus im eigentlichen Sinne gebildet (vgl. l. c., S. 417, 379, Fig. 23). Bei der Bildung dieses zwischen Darmwand und Peritoneum gebildeten Lumens »le peritoine s'écarte irregulièrement des autres couches de l'intestin . . .; cependant il entraine souvent avec lui des fibres annulaires« (S. 379). Mit dieser Beschreibung stimmen die Verhältnisse an unserer *Echiurus*-Spezies gut überein. Es hat sogar, wie unsere Fig. 28 zeigte, das verschiedene Verhalten der Ring- und der Längsmuskeln eine Parallele.

H. Die Analschläuche.

Spengel hat auf Grund seiner Untersuchungen an lebenden und konservierten Präparaten eine treffliche Schilderung der Analschläuche des *E. echiurus* gegeben, die sich auf die Neapler Spezies *abyssalis* lückenlos anwenden läßt. »Der hintere Abschnitt der Leibeshöhle«, schreibt der Autor (1880), »enthält außer dem Darmkanale zwei rotbraune Schläuche von wechselnder Ausdehnung« (S. 500). »Jeder Analschlauch besteht aus einem unverästelten, sehr langgestreckten Sacke« (1880, S. 501). Die »Oberfläche . . . ist mit einer, bei erwachsenen Tieren ungemein großen Anzahl von winzigen hellen Körperchen besetzt, . . . trichterförmigen Gebilden, die mit außerordentlich langen, lebhaft schlagenden Cilien versehen sind. Jeder dieser Trichter bildet einen Teil, eines »Wimperorganes«, an dessen Zusammensetzung außerdem ein kurzer, enger Kanal teilnimmt, der in der Wandung des Analschlauches liegt. Er

*) Dagegen schließen sich Ray-Lankester (1881) und Jameson (1899) in Beobachtungen über *Thalassema* der Spengelschen Beschreibung an.

steht durch eine äußere Öffnung mit dem Trichter, durch eine innere mit dem Hohlraume des Analschlauches in Verbindung« (1880, S. 502). Für den *E. abyssalis* ist diese Schilderung nur dahin zu ergänzen, daß die Zahl der Trichter bei dieser Form im geschlechtsreifen Exemplar nur etwa ein Dutzend Trichter an jedem Schlauch beträgt, während an dem bei SPENGEL abgebildeten Schlauch des *E. echiurus*, an dem natürlich nur wenig mehr als die eine Seite abzuzählen ist, bereits 128 Trichter stehen. In ihrem Bau stimmen die Trichter beider Formen überein. — Auch die Mündungen der Schläuche nach außen entsprechen den SPENGELschen Angaben. Sie liegen auf der Grenze zwischen Hinterdarm und Afterdarm. Im Bau der Wandung scheinen Unterschiede vorhanden zu sein, die, wie wir das schon bei mehreren Organen und auch in der Trichterzahl der Analschläuche gesehen haben, auf eine verkümmerte Ausbildung bei der Neapler-Form hinauslaufen. Nach SPENGEL (1880) setzt sich die Wand »aus drei oder vier Schichten zusammen. . . Von diesen ist die äußerste, die der Leibeshöhle zugekehrte, ein Peritonealüberzug. Darunter liegt eine Muskelschicht, die in zwei wenig scharf geschiedene aber immerhin gesondert erkennbare Lagen zerfällt« . . ., deren Fasern »zweierlei Hauptverlaufsrichtungen einhalten, nämlich mehr longitudinale und mehr zirkuläre«, wobei »die Fasern der letzten Art der Oberfläche des Organs näher liegen. Auf die Ringmuskellage folgt dann als innerste Schicht ein Epithel von kompliziertem Bau. Zwischen platten Zellen . . . erheben sich breit spindelförmige Gruppen von höheren Zellen, deren jede eine oder mehrere helle Vakuolen, eine größere oder geringere Anzahl rotbrauner Tröpfchen oder Körnchen von verschiedenen Dimensionen und einen etwas länglichen Kern enthält. Auf einzelnen Zellen sieht man am frischen Präparat äußerst zarte, sehr lange Cilien. . . Diese Zellgruppen sind in ziemlich regelmäßigen Längslinien in der ganzen Ausdehnung des Schlauches angeordnet« (S. 502). Von diesen Differenzierungen finden wir bei unserer *Echiurus*-Form nichts. Die Wandung — ich kann auf eine Abbildung verzichten — besteht aus zwei Schichten, die in unserem Exemplar oft dadurch besonders deutlich wurden, daß sie auseinander getreten sind. Die äußere Schicht ist das Peritoneum, die innere ein dünnes Epithel ohne besonders hervorragende Zellen. Zwischen beiden verlaufen hie und da Muskelfibrillen, meist ungefähr in der Längsrichtung.

J. Die Nephridien*).

Die Form und Lage der Nephridien ist sehr einfach und in Fig. 3 leicht zu erkennen. Jedes Nephridium ist ein wurstförmiger, frei in die Leibeshöhle hineinragender Sack, mit dünner Wandung. Nur das Hinterende hat eine stärkere Wand. Wie lange bekannt, fungierendie Nephridien der Echiuriden als Behälter für die in der Leibeshöhle herangewachsenen Geschlechtszellen. Es handelt sich bei unserem Exemplar um ein Weibchen. Die Nephridien, die darnach als Uteri bezeichnet werden können, enthalten große Mengen von Eiern. Es sind, wie schon SKORIKOW (1905

*) Ich gebrauche diese Bezeichnung für die als Speicher- und Ausführungsorgane der Geschlechtsprodukte funktionierenden Bildungen, ohne damit jedoch eine morphologische Deutung ausdrücken zu wollen. Man vergleiche u. a. MEISENHEIMER (1910) und BALTZER (1912).

und SPENGEL (1912 b) angegeben haben, auch bei unserer Spezies wie bei *E. echiurus* zwei Paare vorhanden. Das vordere Paar wird bei unserem Exemplar von einem großen rechten und einem kleinen linken Uterus gebildet. Das hintere Paar besteht aus zwei großen Säcken. Die Mündungen liegen, wie oben (S. 5) bereits erwähnt, symmetrisch zum Bauchmark und zwar diejenigen des vorderen Paares zwischen dem vierten und fünften Ring, diejenigen des hinteren Paares dicht hinter dem sechsten Ring großer Papillen. Die Größe der Säcke (und damit auch die Dicke der Wandung) hängt offenbar von der jeweilig aufgenommenen Eimenge ab. Der kleine linke Uterus des vorderen Paares enthält nur wenige Eier; er besitzt dickere Wände, als die drei anderen.

Jedes Nephridium besitzt neben der Mündung nach außen eine Öffnung in die Leibeshöhle. Ich zitiere die einschlägige Stelle der SPENGELschen Arbeit, die sich auf *E. echiurus* bezieht: »In der Nähe der inneren Öffnung des kurzen Ausführungsganges, dicht vor demselben, mündet in den vorderen Sack ein von wimperndem Cilienepithel ausgekleideter enger Kanal.« Dieser erweitert sich nach vorn »ganz plötzlich zu einem flachen und zugleich in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Trichter, der sich aus zwei sehr ungleich gestalteten Lappen, einem kurzen ventralen und einem langen dorsalen zusammensetzt« (1888, S. 522). An dem Trichter fällt auf, »daß namentlich der dorsale Lappen häufig wie aufgebläht aussieht« und man findet, daß sein »Innenraum mit einer Flüssigkeit erfüllt ist, welche nicht nur Blutkörperchen, sondern auch junge Eier, beziehungsweise Samenbildungszellen enthält, also ganz unzweifelhaft Leibesflüssigkeit ist« (S. 523). Für weitere Einzelheiten verweise ich auf die Darstellung SPENGELS selbst. Diese Trichter beanspruchen unser besonderes Interesse, da sie nach SKORIKOW bei *E. abyssalis* von denjenigen des *E. echiurus* verschieden sein sollen, und da gerade dieser Unterschied für SKORIKOW das Hauptargument zur Abtrennung der Neapler-Form von der Nordseeform bildete. Der Trichter sei bei dieser Spezies »sowohl absolut, wie auch im Vergleich zum ganzen Segmentalorgan sehr groß« (1905, S. 219). »Die Länge des Trichters« bildet bei *E. echiurus* »ungefähr $^1/_{12}$*) der Länge des Segmentalorgans«. Die Länge des Trichters bei dem Neapler *Echiurus* aber »beträgt $^2/_3$ der Länge des Segmentalorganes und ist = 0,3 mm« (l. c. S. 219). Zudem stehe er »an der Seite des Segmentalorgans und nicht wie bei *E. echiurus* auf ihm«.

Die SKORIKOWschen Angaben wurden durch die Untersuchung SLUITERS (1912) an einem weiteren Exemplar teilweise bestätigt: »L'entonnoir n'est pas situé sur l'organe segmentaire, mais s'attache immédiatement à côté de lui. On peut aussi discerner le canal de l'entonnoir, qui s'enfonce un peu dans la peau avant de se reunir avec le canal de l'organe segmentaire« (vgl. SLUITERS Fig. 14 l. c.). Es habe also der Trichter »une position plus indépendante que chez le *E. pallasi*«**) (1912, S. 23). Die Länge des Trichters war dabei »0,34 mm, tandis que l'organe segmentaire est long de 1 mm«. Der Autor legt diesen Maßverhältnissen jedoch keinen besonderen Wert bei, denn, sagt er, »j'ai trouvé aussi chez *E. pallasi* à peu près les mêmes relations«. Er läßt deshalb nur die Stellung des Trichters als Artunterschied gelten (ib., S. 24).

*) Als absolute Länge gibt SKORIKOW nach SPENGELS Figuren 0,73 mm.
**) = *E. echiurus.*

Neuerdings hat dann Spengel in seiner Revision der Gattung *Echiurus* die Angaben der beiden zitierten Autoren auf Grund einer erneuten Untersuchung der beiden *abyssalis*-Exemplare von der Puritan-Expedition erörtert. Er bestätigt die Angaben Skorikows über die Größe. Die Nephridien sind »sehr klein« (S. 197) und es »bestätigte sich die relativ sehr bedeutende Größe zwar nicht des ganzen Trichters, wohl aber des dorsalen Lappens desselben, wobei sich zugleich zeigte, daß er stark aufgebläht war«. »Von einer abweichenden Lage habe ich nichts konstatieren können« (1912*b*, S. 198). Es fiele darnach das eine Merkmal der Skorikowschen Darstellung, die Lage des Trichters, dahin. Was aber die Größenverhältnisse betrifft, so ist es, bemerkt Spengel, nach Sluiters Beobachtungen mindestens recht zweifelhaft, »ob man die Existenz eines im Vergleich mit dem Sack des Nephridiums sehr großen dorsalen Lappens seines Trichters gelten lassen kann« (1912*b*, S. 198).

Unsere Untersuchung bringt in diese Frage eine erwünschte Klärung. In Fig. 3 sind zwar die Trichter der Nephridien nur im Groben zu erkennen; sie sind aber den Dimensionen nach ziemlich genau aus der Schnittserie rekonstruiert. Es ist sofort einzusehen, daß sie im Verhältnis zu den Maßen der Säcke selbst durchaus unbedeutend sind. Der dorsale Trichterlappen ist verschieden geformt, bald mehr rundlich aufgebläht (linker hinterer Uterus, in der Fig. wenig deutlich sichtbar), bald lang ausgezogen (rechter hinterer Uterus). Ich habe den am längsten ausgestreckten Lappen der vier Trichter gemessen*). Er ist 0,4—0,45 mm, der Uterus selbst aber etwa 4 mm lang. Es besteht also mindestens nicht konstant das von Skorikow angegebene Verhältnis**).

Aus der Durchsicht der Schnittserie, deren Rekonstruktion Fig. 3 ist, geht weiter hervor, daß die Trichter auf dem Sack der Uteri sitzen, wie dies auf Grund seiner Nachuntersuchung auch bereits Spengel (1912*b*) angab. Sie nehmen keine abweichende Lage ein.

Über den Bau der Wandungen der Uteri sind nur wenige Angaben zu machen. Sie bestehen bei *E. echiurus* nach Spengel »aus einem inneren Epithel, einer zweischichtigen Muskularis und einem Peritonealüberzuge« (1880, S. 521). Die beiden Epithelien sind auch bei unserer Form leicht zu sehen. Die Muskulatur allerdings ist wohl weniger reich ausgebildet. Sie ist deutlich an etwas kontrahierten Wänden, dagegen schwer sichtbar an den gedehnten.

K. Das Ovar.

Die Geschlechtsprodukte, bei unserem Tier die Eier, entstehen an der Wandung des Bauchgefäßes, in unserem Fall etwa vom 22. Papillenring an (vgl. Fig. 6) nach hinten. Die Bildungsstelle der Geschlechtszellen ist der Peritonealüberzug selbst. Wie oben bereits bemerkt wurde, kann man von einem typischen Bauchgefäß in dieser Gegend zwar kaum mehr reden. Es ist nur streckenweise noch ein Lumen zu beobachten, welches offenbar mehr als Lakune,

*) Es ist derjenige des hinteren rechten Nephridiums. Die Messung geschah an der Hand der Schnittserien.

**) Dabei ist allerdings zu bemerken, daß wenigstens das eine der Skorikowschen Exemplare sicher ein ♂ war (nach Spengel, l. c., S. 198), daß im männlichen Geschlecht die Nephridien kleiner bleiben könnten. Vgl. dagegen den oben zitierten Satz Sluiters.

in dem das Gefäß sonst ausfüllenden Bindegewebe, denn als richtiges Gefäßlumen, zu betrachten ist. Der Gefäßcharakter des die Geschlechtszellen tragenden Stranges wird außerdem im hintersten Teil des Körpers noch weiter dadurch verwischt, daß er nicht mehr frei vom Bauchmark in die Leibeshöhle hineinhängt, sondern ein Mesenterium bildet, daß sich zwischen dem Bauchmark und dem Hinterdarm ausspannt. Die Schnittbilder dieser Region sind der von Greef (1879, S. 106) gegebenen Figur sehr ähnlich. In Figur 29 ist ein Schnitt durch den vorderen Teil des Ovars und des Bauchgefäßstranges mit den Urgeschlechtszellen abgebildet. Diese stehen noch in einem jungen, wenig differenzierten Stadium. Die Figur entspricht wieder durchaus der Beschreibung, die Spengel (1880, S. 526ff.) vom Ovar des *E. echiurus* gegeben hat. Die Geschlechtszellen besitzen, wie man an Fig. 29 sieht, noch wenig Plasma. Sie fallen vor allem durch ihre großen Kerne auf, deren Größe diejenige der gewöhnlichen Epithelzellkerne um ein Vielfaches übersteigt.

Man kann auch an unserer Figur mit aller Deutlichkeit feststellen, daß die Bildungsstätte in der Tat das Peritoneum ist, denn nicht selten liegen die vergrößerten Kerne mit Peritonealkernen in einer Schicht eng zusammen. Die schon von Spengel (1880, S. 534) zurückgewiesene*) Angabe Greefs, wonach die Geschlechtszellen aus dem unter dem Peritoneum gelegenen Bindegewebe stammen, ist darnach auch bei dieser Spezies unzutreffend. Nach der Spengelschen Darstellung, der ich hier weiter folge, da mir nur ein Weibchen zur Verfügung stand, und ich daher die männlichen Geschlechtzellen nicht beobachten konnte, fallen die Zellhäufchen in beiden Geschlechtern in die Leibeshöhle und wachsen dort heran. »Hier erst«, — berichtet der Autor — »scheiden sich die Geschlechter« (S. 527). »Das Material für die Untersuchung liefert uns ausschließlich die Leibesflüssigkeit.« Wir finden in ihr »im Frühjahre zahlreiche rundliche Zellen, die sich in nichts von den Elementen der Geschlechtsdrüsen unterscheiden«. Ihr Plasma »befindet sich in beständiger, langsamer Bewegung, wie das einer Amöbe; doch bleiben die Pseudopodien . . . stets kurz« (S. 527). In etwas größeren Zellen enthält das amöboide Plasma »einige wenige stark lichtbrechende Körnchen, die ersten Spuren des Deutoplasma. . .« Weiter »schreitet die Ausbildung der Eier unter Bewahrung der amöboiden Beweglichkeit und steter Vermehrung des Deutoplasmas fort, bis sie die vier- bis fünffache Größe der Ureier erreicht haben. Dann beginnt sich das Ei mit einer starren Dotterhaut zu umgeben« (1880, S. 528). Von dieser Entwicklungsreihe finden sich auch in dem mir vorliegenden Wurm alle Etappen. Fig. 30*a—d* geben vier Stadien wieder, die alle in gleicher Vergrößerung wie Fig. 29 (867fach) gezeichnet sind. Das Stadium *a* ist noch klein, mit wenig Plasma und nur wenigen Deutoplasma-Einschlüssen; es ist gegenüber den noch am Bauchgefäß hängenden Zellen um etwa das Doppelte gewachsen. Stadium *b* ist etwas älter, mit größerem Kern, mehr Pro- und mehr Deutoplasma. Ob schon in diesen Stadien Pseudopodien gebildet werden, läßt sich nach dem Konservierungszustand nicht sagen. Während die jüngsten Zustände

*) Bei *Bonellia* leitet Rietsch (1886, S. 475) die Geschlechtszellen wie Greef von einer unter dem Peritoneum gelegenen Schicht ab. Er nähert sich aber dem Standpunkt Spengels damit, daß auch diese Schicht peritonealen Ursprungs sei.

Fig. 24*a* und *b*) in unserem Präparat rundlich sind, finden wir bei den älteren von mittlerer Größe — Fig. *c* gibt ein solches — fast ausschließlich gezipfelte, also offenbar amöboide Formen, bald mit kürzeren bald mit längeren Fortsätzen. Die ältesten Stadien endlich, die in der Leibeshöhle gefunden werden, sind gegenüber Fig. *c* noch weiter gewachsen, und wiederum rundlich. Sie haben die Größe der ausgewachsenen Eier erreicht, die in großen Mengen in den Uteri aufgesammelt sind. Ein Ei aus dem Uterus ist in Fig. 24*d* abgebildet. Die Kerne dieser alten Stadien sind nicht rund, sondern mehr oder weniger, oft aber sehr stark gelappt. Es wird vielleicht dies zum Teil, wohl aber nicht völlig auf Rechnung der Fixierung gesetzt werden müssen.

Zweiter Teil: Die systematische Stellung des Neapler Echiurus.

Ich habe in der Einleitung auf S. 2 vorausgenommen, daß wir den Neapler *Echiurus* nach dem Vorgange SKORIKOWS (1905, 1909) als *E. abyssalis* zu bezeichnen haben. Es ist in dem vorliegenden Abschnitt das Beweismaterial für diese Auffassung zusammengestellt und zugleich dargetan, daß die Diagnose SKORIKOWS einer Korrektur und Ergänzung von Grund aus bedarf.

Da ich im anatomischen ersten Teil die Organisation des Neapler *Echiurus* eingehend behandelt habe und auch dort immer auf die Unterscheidung gegenüber dem typischen Vertreter der Gattung, dem *E. echiurus*, hingewiesen habe, kann ich hier summarisch verfahren. Unsere Arbeit wird erfreulicherweise erleichtert durch die 1912 von SPENGEL veröffentlichte systematische »Revision der Gattung *Echiurus*«. Es ist dort die ganze in Betracht kommende Literatur kritisch verarbeitet, ferner sind dort treffliche Beschreibungen aller Arten der Gattung *Echiurus* gegeben, so daß ich auf diese Arbeit und mein Literaturverzeichnis verweisen kann. Ich hebe hier außer SPENGELS Revision lediglich die Arbeit von LO BIANCO (1903), ferner die beiden Arbeiten SKORIKOWS*) (1905, 1909) und diejenige SLUITERS (1912) hervor als diejenigen, die sich speziell mit dem im Mittelmeer vorkommenden *Echiurus* beschäftigen.

Da aus dem Mittelmeer eine *Echiurus*-Form nicht nur im erwachsenen Zustand, sondern — und zwar in viel größerem Umfang — auch die Larvenzustände eines *Echiurus* bekannt sind, ist der Anlaß zur Stellung zweier Fragen gegeben: Einerseits, ob und welche Unterschiede in der Organisation des erwachsenen *Echiurus* des Mittelmeeres und der anderen Typen bestehen, andererseits aber, ob weitere Unterschiede in der Entwicklung zu finden sind, womit eine dritte Frage zusammenhängt: ob die erwachsene Mittelmeerform und die

*) Die Arbeit des Jahres 1909 ist russisch geschrieben und konnte deshalb von mir nicht benutzt werden. Ihr Inhalt ist nach den mir übersetzten Hauptabschnitten mit demjenigen von 1905 identisch.

Mittelmeerlarve wirklich der gleichen Spezies zugehören. Wir nehmen die Frage nach der Verschiedenheit der Entwicklung voraus, da sie in wenigen Sätzen zu erledigen ist.

Es ist, um sie zu beantworten, naturgemäß nicht nur die Kenntnis der Entwicklung der Mittelmeer-Spezies, sondern auch diejenige anderer *Echiurus*-Arten, vorab des *E. echiurus* der Nordsee, notwendig. Über die Entwicklung des *E. echiurus* fehlen zwar jegliche Angaben, aber daß sie verschieden von der Entwicklung der Mittelmeerform sein muß, hat schon SPENGEL betont. »Er könne«, schreibt er (1912 b, S. 199), »trotz des Mangels jeder positiven Grundlage nicht umhin, dem *E. echiurus* eine andere Entwicklungsweise zuzuschreiben, in der es immerhin zur Bildung einer Trochophora, aber doch keinesfalls zu einer pelagischen, Wochen oder gar Monate dauernden Metamorphose kommen dürfte.« Die zwingenden Gründe zu dieser Vermutung liegen nach SPENGEL (ib.) darin, daß man eine Larve mit typischen Trochophora-Merkmalen weder in der Nordsee, noch einem anderen Meere, dessen Küsten von *E. echiurus* bewohnt werden, gefunden hat, »was bei dem massenhaften Vorkommen der erwachsenen Tiere doch wohl sehr auffallend wäre«, und daß der Zeitpunkt der Fortpflanzung, der Winter, für eine Trochophora-Entwicklung »so ungünstig wie nur denkbar erscheinen« muß.

Im entwicklungsgeschichtlichen Teil unserer Arbeit werden wir mit annähernder Sicherheit die Zugehörigkeit der *Echiurus*-Larve des Mittelmeeres zu dem erwachsenen, in wenigen Exemplaren im Mittelmeer gefangenen *Echiurus* nachweisen können (vgl. 2. Abt. V. E.). Daraus ergibt sich, daß in der Entwicklung ein wesentlicher Art-Unterschied zwischen Nordsee- und Mittelmeerspezies liegen muß.

* * *

Uns bis jetzt wichtiger, weil genauer verfolgt, sind die Unterschiede in der Organisation des erwachsenen Tieres.

Ich stelle eine Zusammenfassung der Merkmale unserer Neapler Form voraus. Sie ergibt sich aus den bisherigen Abschnitten dieser Arbeit und den von anderen Autoren gemachten Beobachtungen. Dieser Zusammenstellung lasse ich die Beschreibungen der nächstverwandten Arten folgen. Die Merkmale, die unsere Form von *E. echiurus* unterscheiden, sind durch kursiven Druck hervorgehoben. Die Quellen für die verschiedenen Angaben sind in Klammern beigefügt.

I. Die Neapler Form, *E. abyssalis* (geschlechtsreif).

1. *Körperdimensionen* (ohne Kopflappen):

   2 Exemplare (Puritan). Nr. 1: LO BIANCO (1903, S. 265): Länge 30, Dicke 6—7 mm.
   SKORIKOW (1905, S. 219): Länge 28 mm.
   SPENGEL (1912 b, S. 196): Kaum über 2 cm.
   Nr. 2: LO BIANCO (ib.): 15 × 5,7 mm.

   1 Exemplar nach SLUITER (1912, S. 23): 25 × 8 mm.

   1 Exemplar (diese Arbeit): 31 × 4 mm.

2. Papillen. In Ringen.
Anzahl der Hauptpapillenringe: 28—30 (Skorikow, S. 220).
24 (Sluiter, S. 23).
26 (diese Arbeit).
Die Papillen sind im Verhältnis zum Körper groß. Zwischen den Hauptpapillenringen liegen meist mehrere Ringe kleinerer Papillen (Zwischenringe).
3. Bauchborsten: zwei, »strohgelb« (Skorikow, 1905, S. 220), treten im 4. (3.) Hauptpapillenring aus dem Körper hervor.
4. Analborsten. In zwei Ringen angeordnet. Liegen im 25. und 24. Papillenring. Der Bereich des Bauchmarks ist borstenlos, d. h. die Borstenringe haben auf der Ventralseite eine Lücke.
Borstenzahl im vorderen äußeren Ring:
7 (Skorikow, S. 221),
8 (Sluiter, Fig. 13 und diese Arbeit).
Borstenzahl im hinteren (inneren) Ring: 6 (Skorikow, l. c.; Sluiter; diese Arbeit).
5. *In den ventralen Lücken der Borstenringe je ein Paar köpfchenförmiger, nervöser Organe.*
6. *Hautmuskelschlauch.*
Die Haut mit stark faltiger, der Epidermis nur lose anliegender Cuticula; diese bildet eine von Schlammpartikeln durchsetzte Hülle.
Die Muskulatur besteht aus den drei typischen Schichten (Spengel 1912b, S. 197; diese Arbeit).
Der zu der Bewegungsmuskulatur der Bauchborsten gehörende Interbasalmuskel ist teilweise rückgebildet (typisch?, diese Arbeit).
7. *Das Diaphragma hat eine einfachere Ausbildung als bei E. echiurus.* Es liegt dicht vor den Austrittsöffnungen der Bauchborsten (diese Arbeit).
8. Bauchmark. *Mit Anhäufungen der Ganglienzellen, von denen die Seitennerven abgehen* (Spengel, 1912b, S. 196; diese Arbeit).
9. Der Darm besteht aus Pharynx*), Ösophagus, Kropf, Zwischen-, Mittel-, Hinterdarm und Afterdarm. *Er verläuft fast ohne Schlingen. Die »Pharynxschlinge«* (*E. echiurus*) *besteht nur in einer kurzen Biegung innerhalb des Peritoneums* (diese Arbeit).
Zwischen-, Mittel- und Hinterdarm sind äußerst dünnwandig. Nebendarm rudimentär (?). Afterdarm sehr kurz.
10. Das Blutgefäßsystem besteht — von den drei Kopflappengefäßen abgesehen — aus einem ventralen Längsgefäß, zwei Mesenterialgefäßen, einem Darmgefäß (und einem Dorsalgefäß).
Das ventrale Längsgefäß oder Bauchgefäß folgt dem Bauchmark. Das ventrale Mesenterialgefäß verbindet das Bauchgefäß mit dem Darmgefäß. Es geht auf

*) Dazu Mundtrichter und Mundhöhle; vgl. den entwicklungsgeschichtlichen Teil.

der Höhe der Bauchborsten vom Bauchgefäße ab und mündet am Darm auf der Grenze von Zwischen- und Mitteldarm in das Darmgefäß ein. *Es ist stets nur einfach, bildet keine Ringe und bildet mit dem Interbasalmuskel eine einfache Kreuzung.*

Das Darmgefäß geht vom Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes dem Darm entlang nach vorn bis zur hinteren Grenze des Kropfes und dort in das dorsale Mesenterialgefäß über. *Es ist nicht zu einem den Darm umfassenden Ring entwickelt, sondern bildet mehr oder weniger einen Periviszeralsinus.*

Das dorsale Mesenterialgefäß geht vom Darm ab und setzt sich in der dorsalen Mediane am Diaphragma an.

Das Dorsalgefäß läuft vom Diaphragma nach vorn bis zum Vorderende des Rumpfes (diese Arbeit).

11. Die Analblasen sind dünnwandige Säcke. *Jeder besitzt nur etwa ein Dutzend Trichter* (diese Arbeit).
12. Die Nephridien. Anzahl 4, in zwei Paaren. Mündungen des ersten Paares im ersten, Mündungen des zweiten Paares im dritten auf die Bauchborsten folgenden Intervall*). Alle vier Nephridien dienen zur Aufnahme von Geschlechtsprodukten. Größe verschieden, 0,5 mm ♂, 1—4 mm ♀. Nephridialtrichter nicht von besonderer Größe; 0,3—0,4 mm lang (dorsaler Lappen), ohne gegen den Sack des Nephridiums besonders abgegrenzte Stellung (SKORIKOW, 1905, S. 219; SLUITER, 1912; SPENGEL, 1912b, S. 198; diese Arbeit).
13. Das Ovar liegt im Hinterende des Rumpfes am Bauchgefäß oder ventralen Mesenterium.

Das allgemeine Merkmal der ganzen Organisation ist — verglichen mit den Verhältnissen bei *E. echiurus* — *die geringe Höhe der Differenzierung und die geringen Dimensionen*, trotzdem das Tier reichlich Geschlechtszellen produziert, sich also nicht in einem anormalen Hungerzustand befinden kann. Wir treffen bei den verschiedensten Organen eine kümmerliche Ausbildung**). Neben der geringen Größe, auf die schon SPENGEL hingewiesen hat (1912, S. 196), haben wir eine kümmerliche Ausbildung bei folgenden Organen gefunden: Beim Bauchmark ist das Hervortreten von Wachstumszentren (Ganglienzellen-Anhäufungen) auf eine allgemeine Zellenarmut zurückzuführen, ferner ist nicht nur die geringe Länge des Darmes, sondern auch die Kümmerlichkeit der Wandung von Zwischen-, Mittel- und Hinterdarm hervorgehoben worden. Ferner haben wir eine wahrscheinlich rudimentäre Ausbildung des Nebendarmes festgestellt. Weiter sind auch die Blutgefäßwände sowie die Wandungen der Uteri und der Analblasen schwach entwickelt. Endlich ist die Zahl der Trichter an den Analblasen eine beschränkte.

---

*) Als Intervalle sind die von je zwei aufeinanderfolgenden Hauptpapillenringen begrenzten Abschnitte bezeichnet.

**) Es mag bei diesen Beobachtungen von Interesse sein, daß *E. abyssalis* eine Tiefenform ist. Fundort der PURITAN-Exemplare mindestens 1100, des SLUITERschen Exemplares 1900, des vorliegenden Exemplares ca. 300 m tief.

II. Vergleich mit *Echiurus echiurus* (Pall.).

Die Unterschiede gegenüber *E. echiurus* sind bereits in der Beschreibung der Anatomie durch Vergleichung vor allem der Beschreibungen SPENGELS (1880, 1912) herangezogen worden. Sie können außerdem aus der unter I gegebenen Übersicht leicht entnommen werden. Ich begnüge mich deshalb hier mit einer Übersicht und verweise, was die Quellen (SPENGEL; SKORIKOW; meine Arbeit) anbetrifft, auf das früher Gesagte.

a) Die Größe des geschlechtsreifen Tieres beträgt bei unserer Form nur etwa $^1/_5$ der Größe des *E. echiurus*.

b) Die Hautpapillen sind, relativ genommen, bei der Neapler Form bedeutend größer. Man vergleiche meine Fig. 1 und 2 mit SPENGELS Fig. 2 (1880).

Auf die Anzahl der Papillenringe wird man ein zu großes Gewicht nicht legen dürfen. *Echiurus echiurus* hat 20—23 Hauptringe, unser Exemplar deren mindestens 24. Wir haben gesehen, daß die Zahl der Hauptringe allmählich zunimmt; das Maximum scheint bei *E. abyssalis* höher zu sein.

c) Hervorzuheben ist, daß köpfchenförmige (Tast-?) Organe, wie sie bei der Neapler Form am Hinterende des Körpers auf der Ventralseite vorkommen, für *E. echiurus* nicht beschrieben sind.

d) Der Hautmuskelschlauch unserer Form besitzt in der (mit Fremdkörpern durchsetzten) äußerst faltigen Cuticula ein charakteristisches, bei *E. echiurus* nicht ausgebildetes Merkmal. — Die Borsten zeigen keine Unterschiede. Auch die Anzahl der analen Borsten, die gewissen Schwankungen unterliegt, scheint bei beiden gleich zu sein.

e) Das Bauchmark der Neapler Form unterscheidet sich durch seine Anschwellungen von demjenigen des *E. echiurus*, wo es bei erwachsenen Tieren der Anschwellungen entbehrt.

f) Im Darmsystem liegen mehrere Unterschiede vor. Der Darm des *E. echiurus* übertrifft die Körperlänge um ein Vielfaches und liegt demgemäß in zahlreichen Schlingen. In unserem Neapler Exemplar dagegen hat der Darm einen ziemlich geraden Verlauf. Seine Länge übertrifft diejenige des Körpers offenbar nur wenig. Ein besonders deutlich abgegrenzter Unterschied liegt außerdem im Pharynx. Bei *E. echiurus* besitzt er eine frei in die Leibeshöhle hängende Schlinge, bei unserer Form eine völlig im Darmüberzug steckende, nur im Lumen wahrnehmbare, sehr enge Krümmung. Im Bau der Wände der hinteren Darmabschnitte sind quantitative Unterschiede vorhanden. Hervorgehoben sei die verschiedene Ausbildung des Nebendarmes, bei *E. echiurus* ein wohlabgegrenzter Kanal mit eigenem Lumen, bei der erwachsenen Neapler Form, wenn mein Exemplar als typisch betrachtet werden darf, eine kümmerliche Zellenleiste.

g) Auch das Blutgefäßsystem besitzt charakteristische Unterschiede: bei *E. echiurus* ein größeres oder größtenteils doppeltes, bei der Neapler Form ein einfaches ventrales Mesenterial-

gefäß. Bei *E. echiurus* ein ringförmiges Darmgefäß, bei der Neapler Form ein partieller Perivisceralsinus.

h) Die Analblasen unterscheiden sich quantitativ durch die bei der Neapler Form nur wenig zahlreichen Trichter gegen weit über hundert bei *E. echiurus*.

Wenn wir von den genannten Charakteren nur die deutlich ausgeprägten betrachten, so kommen wir zu folgendem Resultat: Charakteristische Unterschiede zwischen *Echiurus echiurus* und dem Neapler *Echiurus abyssalis* liegen in der Ausbildung der Cuticula, im Bau des Bauchmarks, im Besitz besonderer nervöser Organe an der Ventralseite des Hinterendes, in der Topographie des Pharynx und in der Ausbildung des Darmgefäßes.

In Berücksichtigung dieser Merkmale kann der Neapler *Echiurus* nicht zur Spezies *Echiurus echiurus* gehören.

III. Vergleich mit *E. sitchaensis* und *E. antarcticus*.

Der Vergleich mit diesen beiden Spezies, neben *E. echiurus* (Pall.) und *E. abyssalis* Skor. nach Spengel (1912 b, S. 209) den einzigen zur Gattung *Echiurus* gehörenden Formen, läßt sich kurz erledigen.

E. sitchaensis Brandt besitzt nach Skorikow (1905) und Spengel (l. c., S. 185 ff.) nur ein Paar Nephridien und einen am Rumpf äußerst fest haltenden, nicht abfallenden Kopflappen. Außerdem erreicht sein Körper die Länge von 3 Zoll. Der Darm übersteigt 4 mal die Länge des Tieres.

Darnach kann diese Spezies für unsere Form nicht in Betracht kommen.

E. antarcticus Spengel (1912 b, S. 202 ff.) besitzt mit großer Wahrscheinlichkeit drei Paar Nephridien, einen Vorderdarm mit besonders starker Muskularis; ferner werden die Ausführungsgänge der Nephridien von einem kräftigen Ringmuskelmantel und das Bauchmark von einer besonderen bindegewebigen Hülle umgeben, deren ventrale Fasern in die Nervenfasermasse des Bauchmarks hineinziehen. Der Interbasalmuskel fehlt.

Von diesen Merkmalen trifft keines für unsere Form ganz zu. Eine besondere Muskulatur am Vorderdarm, die von Spengel (l. c.) beschriebene Hülle am Bauchmark und ein drittes Nephridienpaar fehlen ganz entschieden. Auch diese Spezies kommt für unsere Form nicht in Betracht.

Die Spezies *E. chrysacanthophorus*, *E. forcipatus* und *E. lütkenii* sind nach Spengel (l. c.) mit *E. echiurus* identisch. Überdies würden die Charaktere aller drei Arten auf unsere Form nicht passen.

IV. Vergleich mit *Echiurus abyssalis* nach Skorikow.

Skorikow hat die beiden *Echiurus*-Exemplare der Kruppschen Expedition, die früher von Sluiter (Lo Bianco, 1903, S. 265) zu *E. echiurus* gerechnet worden waren, 1905 neu

untersucht und auf Grund seiner Untersuchung eine neue Spezies mit dem Namen *Echiurus abyssalis* aufgestellt.

Als Artmerkmal haben dabei die Verhältnisse des Trichters der Nephridien zu gelten. Es sei der »Trichter des Segmentalorgans verhältnismäßig groß, gut unterscheidbar selbst bei den kleinen Exemplaren mit wenig entwickelten Segmentalorganen. Er hat, wie es scheint, eine selbständigere Lage als bei *E. echiurus*« (1905, S. 220). Außerdem führt SKORIKOW an, daß das Tier größere Tiefen bewohne und eine andere Art der ontogenetischen Entwicklung habe (ib.).

SLUITER (1912) kam auf Grund der Untersuchung eines weiteren, später bei den Balearen erbeuteten Tieres zu einer Kritik der SKORIKOWschen Aufstellung. Er läßt, wie schon im anatomischen Teil (S. 42) erwähnt wurde, die Größe des Trichters nicht als Merkmal gelten. Wohl aber bestätigt er SKORIKOW für die Stellung des Trichters. »Je crois donc«, schließt er daraus, »qu'on est à présent autorisé à regarder cette forme abyssale de la Méditerrannée comme une bonne espèce, quoique très voisine de l'E. Pallasi« (l. c., S. 24).

Endlich hat SPENGEL auf Grund erneuter, genauerer Untersuchung der Puritan-Exemplare die SKORIKOWsche Aufstellung nachgeprüft und kam — womit die hier beschriebenen neuen Ergebnisse übereinstimmen — zum Resultat, daß das Hauptmerkmal SKORIKOWs, die Stellung der Nephridialtrichter, nicht Stich hält, daß dagegen in der Größe des Tieres und in der Ausbildung des Bauchmarks ein von *E. echiurus* abweichendes Merkmal vorliege. »Ob man«, äußert sich SPENGEL weiter, »daneben noch die Existenz eines im Vergleich mit dem Sack des Nephridiums sehr großen dorsalen Lappen seines Trichters gelten lassen kann«, sei »nach SLUITERS . . . Beobachtungen mindestens recht zweifelhaft. Aber reichen diese Merkmale wirklich aus, um eine eigene Art aufzustellen?« Es dürfte nach seiner Meinung »vielleicht richtiger sein, ihn nicht als eine eigene Art zu betrachten, sondern als eine mediterrane Lokalform« (l. c., S. 199). Gegen eine solche Auffassung des Neapler *Echiurus* als Lokalform oder Subspezies spricht allerdings — dies wird von SPENGEL selbst hervorgehoben — die mutmaßliche Verschiedenheit der Entwicklung zwischen der Nordsee- und der Mittelmeerform, die ich oben (S. 46) erörtert habe.

Unsere Untersuchung stellt die Frage auf eine bessere Basis. Ein Vergleich hat gelehrt, daß gegenüber *E. echiurus* genug Unterscheidungsmerkmale bestehen und daß darnach die Neapler Form als selbständige Spezies betrachtet werden muß, die wir mit SKORIKOW als *Echiurus abyssalis* bezeichnen wollen. Als Artmerkmale aber haben wir nicht die von SKORIKOW aufgestellten zu betrachten. Diese haben sich als irrtümlich erwiesen. Vielmehr sind, wie aus unserer Zusammenstellung auf S. 46 ff., hervorgeht, folgende Charaktere als diagnostische Spezies-Merkmale zu gelten.

Echiurus abyssalis Skor.:

1. Die Cuticula bildet nur im Bereich der Papillenspitzen eine homogene typisch cuticuläre Schicht, sonst aber eine vom Ektoderm sich abhebende, stark gefaltete (mit Schlammpartikeln durchsetzte) Hülle.

2. Am Hinterende befinden sich im Bereich der ventralen Lücken der analen Borstenkränze zwei Paar köpfchenförmiger nervöser Organe.

3. Das Bauchmark zeigt an den Stellen, wo die Seitennerven abgehen, Anschwellungen infolge Anhäufung der Ganglienzellen.

4. Der Pharynx bildet im Bereich des Diaphragmas nicht die für *E. echiurus* typische Schlinge, sondern nur eine enge im Darmüberzug steckende Krümmung.

5. Das ventrale Mesenterialgefäß (die Neuro-Intestinal-Anastomose) ist einfach und bildet keine Gefäßringe. Das Darmgefäß bildet nicht wie bei *E. echiurus* einen den Darm umfassenden Ring.

6. Länge (ohne Kopflappen): ca. 3 cm.

—

Zweite Abteilung: Die Larve.

Dieser Teil der Arbeit umfaßt drei Abschnitte:

I. faunistische Notizen, mit Bemerkungen über die Aufzucht der Larven,

II. (Hauptteil) die Entwicklungsgeschichte und Metamorphose der Larve und

als dritten Abschnitt einige Experimente über den Einfluß von Licht und Temperatur auf das Schweben der Larve, den ich als Anhang in die Entwicklungsgeschichte eingliedern werde.

Erster Teil: Notizen über das Auftreten der Larven im Neapler Golf und bei Messina. Notizen über Zuchtversuche.

Ich gebe im folgenden die allerdings etwas ungleichmäßigen Aufzeichnungen über das Auftreten der Larven in den Jahren 1912—1914, das, wie schon Lo Bianco (1909, S. 571) angibt, stets in das Frühjahr fällt. Es sind meistens auch Notizen über die Entwicklungsstadien beigefügt, in denen sich die Tiere befanden, und ich gebe diese am besten durch Hinweise auf einzelne Figuren des entwicklungsgeschichtlichen Teiles, welche den gefundenen Stadien ungefähr entsprechen. Die Feststellung der Stadien geschieht — nur summarisch — leicht nach der Entwicklung der Rumpfanlage, welche besonders in den ventralen und analen Borsten gut feststellbare und verwertbare Charaktere besitzt. Von ihnen treten zuerst die ventralen, später die analen Borsten und die Analblasen auf. Die einzelnen Figuren entsprechen dabei folgenden Zuständen:

Fig. 31: ganz junge Larven, ohne ventrale Borsten, Mesodermstreifen noch ganz klein.

Fig. 37 (und Fig. 51): Larve mit zipfelförmigen Mesodermstreifen und (nur Fig. 51) kleinen ventralen Borsten ohne Analblasen und anale Borsten.

Fig. 73 u. a.: Larve mit Mesodermkalotte, größeren ventralen und noch sehr kleinen analen Borsten und Anlagen der Analblasen.

Fig. 77: Larve dicht vor der Metamorphose mit Mesodermkalotte, großen ventralen Borsten, relativ großen Analborsten und großen Analblasen.

Fig. 80: Larve gegen Ende der Metamorphose.

Fig. 5 und 4: Junger Wurm mit Kopflappen.

Frühjahr 1912 (Neapel).

Die Beobachtungen dauerten von Herbst 1911 bis April 1912.

2. I. 1 Larve. Stadium 37.
Bis zum 7. II. Im ganzen 5 Larven gefunden.

8. II. Im Oberflächenplankton zahlreiche Larven gefunden. Stadium 31.

20. II. Im Tiefenplankton (einige hundert m Tiefe) mehrere Larven vom Stadium 37. Fischplatz zwischen Capri und Ischia.

5. III. 28 Larven im Plankton von 120 m Tiefe. Stadien 37 und 73. Bis zum 13. III. im Plankton von 100—120 m Tiefe mehrmals einzelne Larven. Stadien 37 und 73.

14. III. Larven von Stadium Fig. 77.
Eine Anzahl dieser Larven wurde weitergezüchtet.

Bis zum 27. III. Vereinzelt Larven vom Stadium 73 im Tiefenplankton.

28. III. In den Zuchten vom 14. III. der erste junge *Echiurus*. Stadium 5.
Einige andere Exemplare zwischen Stadium 80 und 5.

2. IV. In den Zuchten zahlreichere Larven im Stadium 80 und 5. Außerdem das Exemplar der Fig. 4.

Frühjahr 1913 (Neapel).

Die Beobachtungen dauerten vom 18. III. bis in den Herbst.

Am 11. III. waren zahlreiche Larven von Herrn Dr. Cerutti für mich gesammelt und in Zuchtgläsern lebend aufgehoben worden. Stadien (am 18. III.) zwischen Fig. 31 und 37.

Eine Anzahl der Larven wurde weiter gezüchtet.

25. III. Ca. 80 Larven im Oberflächenplankton. Darunter 1 Larve Stadium 31, einige Stadium 77. Die übrigen in dazwischen liegenden Stadien.

27. III. Eine Anzahl Larven in Stadien 37—73.

28. III. Unter den seit 11. III. gezüchteten Larven haben sich 3 verwandelt. Stadien Fig. 80 und Fig. 5.

Frühjahr 1914.

Aufenthalt in Neapel vom 7. III. bis 23. III. Vom 27. III. bis 6. April Aufenthalt in Messina-Ganzirri. Vom 12. April bis 22. April wieder Neapel.

Neapel:

Vor dem 7. III. waren von Herrn Dr. Cerutti Larven gesammelt worden wie folgt:

20. II. Eine Anzahl Larven. Stadien 37—73.

21. II. Idem Stadien 31—37.

13. III. 7 Larven, Stadium zwischen Fig. 31 und Fig. 37, im Oberflächenplankton gefunden.
17 Larven in Plankton von ca. 100 m Tiefe. Stadien ungefähr Fig. 73.

17. III. 8 Larven in Plankton von ca. 50 m Tiefe. Stadium Fig. 73.

Nach dem 17. III. wurden in Neapel keine *Echiurus*-Larven mehr gefunden.

Messina:

Es wurden im ganzen, trotzdem an verschiedenen Orten gefischt wurde, nur 15 *Echiurus*-Larven gefangen.

31. III. 3 Larven. Stadium Fig. 37.
1. IV. 1 Larve. Stadium Fig. 37.
2. IV. 4 Larven. Stadium Fig. 37 und Fig. 73.
3. IV. 7 Larven. Stadium Fig. 37 und Fig. 73.

Aus diesen Notizen ergibt sich in Bestätigung von Lo Bianco (l. c.), daß die Larven am zahlreichsten im Februar und Anfang März, im April aber nur seltener mehr gefunden werden. Man gewinnt außerdem den Eindruck, daß die Larven bei zunehmendem Alter öfter in tieferen Wasserschichten zu finden sind. Die Witterung schien mit dem Auftreten in keiner Beziehung zu stehen. Die Fischer brachten Material sowohl während oder nach Tramontana (Nordwind) wie nach Scirocco (Südostwind).

Die Zuchtversuche.

Die Weiterzucht von im Plankton gefangenen Larve wurde einfach in der Weise ausgeführt, daß die Tiere in Gläsern von ca. 4 Liter Fassung gehalten wurden*). Zur Füllung benutzte ich draußen im Golf geschöpftes möglichst reines Seewasser. Der Ernährung wegen wurde das Wasser von Zeit zu Zeit, etwa alle 4 Tage erneuert, oder es wurden Diatomeen zugesetzt aus *Nitschia*-Reinkulturen, welche nach dem Rezept von Allen und Nelson (1910) hergestellt worden waren**). Von großem Wert schien diese Fütterung nicht. Zuchten, bei denen sie angewendet wurden, waren nicht besser als andere ohne sie.

Hatschek (1880) hat in Messina die Entwicklungsdauer bis zu den älteren, zur Metamorphose reifen Larvenstadien auf etwa $1^1/_2$ Monate geschätzt. »Man kann«, sagt er, »dieselbe ungefähr erschließen dadurch, daß die jüngsten Larven sich anfangs Februar im Auftrieb fanden, während die ältesten Stadien erst in der zweiten Hälfte des März erschienen. Zu dieser Zeit waren die jüngsten Stadien nicht mehr vorhanden und mittlere Stadien schon im Abnehmen begriffen« (1880, S. 3). Nach meinen Protokollnotizen dürfte diese Zeit eher etwas zu hoch genommen sein. — Larven, die ich laut Protokoll 1912 und 1913 in Stadien vor der Metamorphose gefangen hatte, waren in 2—3 Wochen mit ihrer Metamorphose fertig.

Um über die Ernährung der frei lebenden Larven Aufschluß zu erlangen, habe ich

*) Ebenso schon Salensky (1908, S. 308) in Messina und Neapel.

**) Diese wurden mir von Herrn Dr. M. Fuchs freundlichst zur Verfügung gestellt.

gelegentlich Notizen über den Darminhalt von frischgefangenen Larven gemacht. Es ergab sich dabei folgende Speisekarte: Tier Nr. 1 enthielt eine große Anzahl von Kugelalgen, zu der Gruppe *Phaeocystes* gehörig; Nr. 2 enthielt Spongien- oder Radiolariennadeln in schwer analysierbaren, undurchsichtigen Klumpen; Nr. 3 enthielt u. a. *Ceratium*schalen; Nr. 4 u. a. Radiolarien- und Thalamophorenreste. Ähnlich mehrere andere Individuen.

Bei den Zuchten zeigte sich, daß die Entwicklung der Larven auch in filtriertem Seewasser, welches naturgemäß nur wenig oder keine Nahrung enthalten kann, fortschreitet. Die Tiere werden dabei kleiner und kleiner und die Zwerglarven, die man auf diesem Wege schließlich bekommt, stehen trotz ihrer geringen Größe dicht vor der Metamorphose. Ob alle Organe gleichmäßig weiter entwickelt werden, habe ich allerdings nicht untersucht. Meine Beobachtungen bezogen sich vornehmlich auf die Borsten, das Bauchmark und die Analblasen. In dieser Beziehung sind keine Abweichungen vom normalen Zustand nachzuweisen. Man gewinnt durchaus den Eindruck, daß, offenbar infolge der mangelhaften Ernährung, die Metamorphose in diesen Fällen früher einsetzt, bevor die Larve diejenige Größe erreicht hat, die für freilebende, metamorphosierende Individuen typisch ist.

Salensky bestimmte in seiner großen Arbeit (1904) die Phase der Entwicklung nach der Größe der Larven. Es leuchtet nach dem eben Gesagten ein, daß eine solche Bestimmung durchaus ungenügend sein muß, da, wie gezeigt, die Larvengröße von der Ernährung oder anderen äußern Verhältnissen stark abhängig ist. Übrigens ist auch, wie ich öfters erfahren habe, bei frisch gefangenen Larven gleichen Stadiums die Größe schwankend und zwar in nicht unbeträchtlichem Grade.

Zweiter Teil: Die Entwicklung der Echiurus-Larve.

Einleitung.

Es haben bereits eine Reihe von Autoren die Entwicklung der *Echiurus*-Larve des Mittelmeeres untersucht, so daß wir, wenigstens über die Entwicklung bis zur Metamorphose zahlreiche Angaben besitzen. Die Metamorphose selbst allerdings ist noch weniger bekannt.

Als erster, der die Larve beobachtet hat, ist W. Salensky zu nennen. Er hat 1876 eine Beschreibung der in Neapel vorkommenden *Echiurus*-Larve veröffentlicht und zugleich den Nachweis geliefert, daß sich in der Tat diese Larvenform in einen zu der Gattung *Echiurus* gehörenden Wurm verwandelt.

Als zweiter hat 1878 Grobben die in Messina häufig vorkommende Larvenform des *Echiurus* untersucht. Von ihm rühren insbesondere die ersten Angaben*) über die Exkretions-

*) In Claus' Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl.

organe her. Dann hat HATSCHEK 1880 eine grundlegende Schilderung der Entwicklung der Messinenser Larve gegeben.

Ferner sind als neuere, große Arbeiten über die *Echiurus*-Larve zwei Veröffentlichungen W. SALENSKYS aus dem Jahre 1904 und 1908 zu nennen. Die erste enthält viele histologische Einzelheiten und Ergänzungen, mitunter auch irrtümliche, zu der HATSCHEKschen Arbeit, die zweite wertvolle Angaben über die Metamorphose der Mittelmeerlarve.

Endlich ist aus dem Jahre 1908 die Beschreibung eines älteren, in Messina gefangenen Larvenstadiums von SENNA zu erwähnen.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen bin ich in mehreren wesentlichen Punkten zu anderen Resultaten als HATSCHEK und SALENSKY gekommen, und außerdem habe ich das Schwergewicht meiner Arbeit auf die spätere Entwicklung, die weniger bekannte Metamorphose gelegt. Über die Entwicklung anderer Vertreter der Gattung *Echiurus*, speziell diejenige des *Echiurus echiurus* besitzen wir leider keine Kenntnis, was um so mehr zu bedauern ist, als, wie auf S. 46 erörtert wurde, gerade *E. echiurus* eine abweichende Entwicklung besitzen dürfte.

Außer der Literatur über die Entwicklung des *Echiurus* selbst sind in zweiter Linie die Arbeiten über die verwandten *Echiuriden* heranzuziehen. Als solche sind zu nennen über Entwicklung von *Thalassema:* CONN (1884), TORREY (1902, 1903), über diejenige von *Bonellia* die ganz vortreffliche Arbeit SPENGELS (1879) und eine Anzahl von Angaben der großen Arbeit von RIETSCH (1886). Da jedoch der Gattung *Bonellia* der II. Band dieser Monographie gewidmet sein wird, werde ich die *Bonellia*-Literatur hier nur wenig berücksichtigen, zumal die Unterschiede in der Entwicklung der beiden Formen recht beträchtliche sind.

Es ist naturgemäß die *Echiurus*-Entwicklung im Anschluß an die Beschreibung, wie sie sich auf Grund unserer Untersuchung ergibt, mit der Anneliden-Entwicklung zu vergleichen, und dies sollte ursprünglich auch zugleich mit den hier veröffentlichten Ergebnissen geschehen. Jedoch bin ich zur Ansicht gekommen, daß dieser Vergleich vorteilhafter erst im II. Bande wird gebracht werden, wenn er zugleich auch auf *Bonellia* ausgedehnt werden kann.

Ich werde zur übersichtlichen Darstellung die Entwicklungsgeschichte in vier Perioden einteilen, die sich im ganzen der Einteilung anschließen, welche HATSCHEK (1880) gegeben hat.

1. Periode. Jüngstes Trochophora-Stadium, Ausbildung der in der Mundregion gelegenen Wimperkränze, Entstehung der Scheitelplatte, des Nervensystems (Cerebralganglion, Bauchmark, Kommissuren, Ringnerven, Ösophagealnerven). Beschreibung des dreiteiligen Darms. Entwicklung des Mesenchyms, Entwicklung der Mesodermstreifen zu »Mesodermzipfeln«. Entstehung der Protonephridien.

2. Periode. Weitere Entwicklung des Ektoderms: Ausbildung des analen Wimperkranzes, der Drüsen in der Trochalregion und im Bereich der Scheitelplatte. Entstehung der

ventralen Borsten. Ausbildung von Somatopleura, Splanchnopleura und Mesenterien. Bei diesen Stadien spielt die Frage der Mesoderm-Segmentierung eine wichtige Rolle.

3. Periode. Höhepunkt der Larvenentwicklung. Beschreibung der Radiärnerven der Larve. Entwicklung der analen Borsten. Beschreibung des Darmes. Höhepunkt in der Differenzierung des Flimmerapparates am Mitteldarm. Entwicklung des Hautmuskelschlauches. Entwicklung des Analfeldes. Entwicklung der Analblasen. Beziehung der Protonephridien zur Mesenchymmembran.

4. Periode. Metamorphose. Übergang zur Wurmform und zur Wurmorganisation.

Es ist klar, daß diese Perioden keine starren Abschnitte sind, sondern ineinander übergehen und mehr aus Zweckmäßigkeit auseinander gehalten werden müssen.

I. Entwicklungsperiode.

Diese Periode reicht nach der obenstehenden Übersicht bis zur Ausbildung der ventralen Borsten — diese ausgenommen. Sie umfaßt danach in der HATSCHEKschen Arbeit (1880) die Stadien seiner Figuren 8, 12, 22, 23 und in der vorliegenden Abhandlung die Übersichtsbilder Fig. 31, 32, 37.

Leider können wir die Entwicklungsgeschichte nicht mit dem Ei beginnen. Wie wir oben (vgl. S. 48) besprochen haben, ist der Mittelmeer-*Echiurus* ein Tiefseetier, dessen Eier offenbar die Furchung noch in der Tiefe durchmachen. So sind wir von den jüngsten Stadien an auf das Material des Planktons angewiesen und dies sind bereits kleine schwimmende Trochophora-Larven. Ich bin in dieser Richtung nicht weiter als HATSCHEK gekommen.

Es sei eine kurze allgemeine Orientierung über die Topographie dieses Stadiums vorausgeschickt. Die genaue Beschreibung der einzelnen Organe folgt in besonderen Abschnitten.

A. Topographische Übersicht.

Die jüngsten meiner Larven sind ungefähr so alt, wie das von HATSCHEK (1880) in seiner Fig. 8 gezeichnete Stadium. Ich habe in Fig. 31 eine entsprechende junge Larve nach einem Totalpräparat des fixierten Materials und in Fig. 32 einen Sagittalschnitt durch ein ähnliches Exemplar abgebildet. Doch halte ich mich zunächst an HATSCHEKS Angaben (S. 4 ff.), die auf Grund meines Materials nur in wenigen Punkten korrigiert werden müssen.

Die Larve ist*) die charakteristische Trochophora, ungefähr von der Form eines Doppelkegels oder einer Kugel, welche durch eine Flimmerzone in eine obere und eine untere Hälfte getrennt wird, die wir mit WOLTERECK (1902) und SALENSKY (1904, S. 12) als Episphäre (Fig. 31 *esph*) und Hyposphäre (*hsph*) bezeichnen werden. In der Flimmerzone liegt

*) Vergleiche auch SALENSKY, 1904, S. 11.

der Mund (*m*), am unteren Pol der Hyposphäre der After (*a*). In den jüngsten Stadien besteht die Flimmerzone nur aus einem vor dem Mund durchlaufenden präoralen Wimperkranz oder Trochus (*prtr*), der den oberen Rand der Flimmerzone, i. e. eines breiten wimpernden Gürtels bildet, in welchem der Mund selbst liegt. Man vergleiche für diesen Zustand HATSCHEKS Fig. 8 und außerdem meine Figuren. Wir sehen den präoralen Wimperkranz im Schnitt (Fig. 32) als eine Verdickung des Ektoderms. »Außerdem«, sagt HATSCHECK (1880, S. 4), »ist ein ventraler Streifen zwischen Mund und After, der sich später zur Bauchrinne (Neuralrinne) vertieft, mit Flimmerhaaren bedeckt.« Man findet diese Bauchrinne ebenfalls schon in Fig. 32 (*br*). Sie wird von SALENSKY (1904, S. 13) als Neurotrochoid bezeichnet. Am oberen Ende der Episphäre findet sich nach HATSCHEK eine »querausgezogene Scheitelplatte (*schpl*), die von einer Ektodermverdickung gebildet wird«. Auch sie ist nach HATSCHEK bewimpert; wir finden sie in Fig. 31 und deutlicher in ihrem Bau in Fig. 32. Die Wimpern sind an den fixierten Präparaten weder bei meinem Material, noch in SALENSKYS Abbildungen (1904, Fig. 29, 29 *A*, 30) zu sehen. Man darf vermutlich, zumal da die Wimpern der Wimperkränze und der Darmwand deutlich erhalten sind, annehmen, daß Bewimperung in der von HATSCHEK beschriebenen Weise nicht ausgebildet wird.

An etwas späteren Stadien, die etwa der HATSCHEKschen Fig. 12 und unserer Fig. 37 entsprechen, tritt außer dem präoralen ein postoraler Wimperkranz auf (*potr*). Wie der präorale den Vorderrand, so bildet der postorale den hinteren Rand der adoralen Wimperzone. Seine Lage ist in Fig. 39 zu erkennen. Wir haben dann nach HATSCHEK (1880, S. 4) einen »doppelreihigen, präoralen«, einen »zarten, einreihigen postoralen Wimperkranz« und »dazwischen die adorale Flimmerzone«.

Nach der Terminologie SALENSKYS wird der präorale Wimperkranz als Prototroch, der postorale als Mesotroch und die adorale Flimmerzone im engeren Sinn als Intertrochalzone bezeichnet. Später treten, was hier auch gerade angefügt sei, zwei weitere Wimperkränze auf, dicht hinter dem Mesotroch eine schon von HATSCHEK (1880, S. 12) gesehene, aber nicht besonders benannte »zarte, parallele Wimperreihe«, der Metatroch nach SALENSKY, und ein den Bereich des Afters umgrenzender analer Wimperkranz (HATSCHEK) oder Telotroch (SALENSKY).

Aus meinen Figuren 31 und 32 läßt sich auch die innere Topographie der Larve erkennen.

Der Darm beginnt, wie bereits SALENSKY (1876, Fig. 1) angibt, mit einem breiten, in Fig. 31 auf der rechten Seite liegenden Mund (*m*). Dieser führt in einen Ösophagus (*oe*), der mit ziemlich enger Öffnung in den Mitteldarm einmündet. Er ist in Fig. 31, deutlicher aber und samt seiner Mündung in den Mitteldarm, in Fig. 32 zu sehen. Der Mitteldarm besteht aus zwei durch die Mitteldarmklappe (*kl*) getrennten Kammern, die nach SALENSKY als Ösophagealkammer (*oek*) — dies ist die vordere — und Rektalkammer (*rk*) — die hintere — bezeichnet werden. Ein Enddarm ist kaum ausgebildet. Wir müssen mit diesem Namen lediglich die in der Fig. 31 weit gedehnte, und auch in Fig. 32 etwas erweiterte Afteröffnung (*a*) bezeichnen. Sie wird von zirkumanalen Muskeln (Fig. 32 *arm*) umfaßt.

Parallel und unter dem präoralen Wimperkranz laufen die Trochalmuskeln (*trm*), mehrere kräftige Stränge, hin. Aus Fig. 31 ist ihr Verlauf, in Fig. 32 sind sie im Querschnitte zu sehen.

Vom After nach den beiden Mundwinkeln verlaufen zwei stärkere hyposphärale oder hintere Längsmuskeln (*hlm*) und von der Scheitelplatte erst zum Ösophagus und weiter ebenfalls zu den Mundwinkeln zwei dünnere episphärale oder vordere Längsmuskeln (*vlm*). Beide Paare sind in Fig. 31 zu sehen. In Fig. 32 wird, da es sich um einen einzelnen annähernd medianen Sagittalschnitt handelt, nur einer der episphäralen Muskeln getroffen.

An der Wurzel der hinteren Längsmuskeln liegen, nahe dem After, zwei Zellpakete, die Anlagen der Mesodermstreifen (Fig. 31, *mstr*), welche sich während der Entwicklung dieser Periode allmählich zu Zipfeln (*mzpf*) verbreitern, und nach der Dorsalseite auswachsen. Es wird darüber eine besondere Darstellung gegeben werden; hier sei nur auf die Übersichtsbilder Fig. 48—51 u. a. verwiesen.

Endlich liegen, zuerst zerstreut (Fig. 32, *myz*) und später miteinander in näherer Verbindung stehend (Fig. 31, *my*), der Larvenwand entlang einzelne Mesenchymzellen, aus denen sich während dieser Periode die Mesenchymmembran (Fig. 37, *mym*) zusammensetzt.

Schließlich ist noch auf die Exkretionsorgane hinzuweisen, die Protonephridien (*pn*), welche dicht vor dem Vorderende der Mesodermstreifen liegen. Man vergleiche dafür Hatscheks Fig. 12, meine Fig. 58 und 59 (*pn*), welche Gesamtansichten, und Fig. 39, welche wenigstens die Lage der Ausmündungen zeigt.

B. Ektodermale Bildungen.

1. Das Ektoderm liefert, von der Larvenwand, die natürlich ektodermal ist, abgesehen: Scheitelplatte, Bauchmark, die Wimperkränze, die ventrale Flimmerrinne; ferner, wofür allerdings weder bei Hatschek noch bei Salensky oder mir Beweismaterial vorliegt, den Ösophagus und möglicherweise auch Teile der Protonephridien.

Die Larvenwand besteht aus einem zuerst ganz niedrigen, später etwas höheren Epithel (*ekt*). Man vergleiche für den jüngsten Zustand Fig. 32, für den etwas späteren Fig. 37 und auch 36*a—c*. Fig. 32 und 37 geben beide Sagittalschnitte, Fig. 32 einen einzigen, Fig. 37 eine Kombination von mehreren Schnitten. Es wurde natürlich in beiden Fällen auf eine genaue Wiedergabe der einzelnen Zellen gesehen. Die Verhältnisse entsprechen den von Hatschek (1880, S. 4) beschriebenen.

Im Ektoderm sind zuerst nur wenige verstreute Drüsenzellen vorhanden. Später werden sie zahlreicher (Fig. 37, *dr*). Als Charakteristikum ist endlich noch das grüne Pigment zu nennen, welches in den Ektodermzellen als kleine Tröpfchen enthalten ist. Ich habe darüber und über seine Bildung keinerlei neue Beobachtungen gemacht. Es wurde bereits von Salensky (1876, S. 320) gesehen und von Hatschek genau betrachtet. Über die Scheitelplatte ist hier nichts besonderes zu bemerken.

Die Wimperkränze. Die Ektodermzellen, die sie zusammensetzen, sind, wie schon Hatschek (1880, S. 4) angibt, höher und haben dichteres Protoplasma als die gewöhnlichen Epithelzellen. Wie oben erwähnt wurde, finden wir in Fig. 32 erst einen präoralen Wimperkranz. Ein postoraler Wimperkranz fehlt noch. Dagegen kann man doch in der Zone, wo er später erscheint, schon einzelne Zellen finden, die eine gewisse Abweichung von dem gewöhnlichen Ektodermepithel und eine gewisse Ähnlichkeit mit den Wimperzellen des präoralen Ringes besitzen. In dem abgebildeten Schnitt Fig. 32 sind solche Zellen allerdings nicht vertreten.

Die Larve von Fig. 37 besitzt schon beide Wimperkränze der Oralzone. Wir finden hier in der Mundgegend (*m*) außer den präoralen auch die Zellen des postoralen Wimperkranzes (*potr*) schon recht deutlich differenziert. Sie sind wieder, wie die Elemente des präoralen Kranzes, größer und im Plasma dichter als gewöhnliche Ektodermzellen. Auch auf der dem Munde abgewandten Seite hat schon die Differenzierung begonnen: Es sind die nahe den präoralen Trochuszellen, aber etwas weiter anal gelegenen und noch nicht erhöhten Zellen, die eine Bewimperung tragen. Die Wimperkranzzellen sind bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 42—45 abgebildet. Diese Detailfiguren gehören allerdings schon etwas älteren Larven an, die auf der Grenze zwischen der ersten und zweiten Periode stehen. Sie geben über die Histologie einigermaßen Auskunft*). Fig. 42, 43 b und 44 gehören dem präoralen, Fig. 45 dem postoralen Wimperkranz an. Es ist eine deutliche Cuticula vorhanden (Fig. 42 und 45, *cc*). Die Wimperzellen selbst sind im präoralen Kranz hoch prismatisch, im postoralen etwas niedriger. Beide sind reich an körnigem Plasma. Nach Hatschek (1880, S. 4 und 8) soll der präorale Wimperkranz in den jüngsten Stadien doppelreihig sein, bald aber, durch überwiegende Entwicklung der vorderen Reihe, einreihig werden. Ich habe, ebensowenig wie Salensky (1904, S. 19), eine solche doppelreihige Anlage der Zellen beobachtet. Sie stehen nicht genau in Reihe. Jede Zelle trägt ein ganzes Büschel von Cilien. Da bei anderen Formen, so bei *Thalassema* nach Torrey (1903), in ganz jungen Trochophoren eine Zweireihigkeit der Trochuszellen wahrzunehmen ist, später aber verloren geht (Conn, 1884, S. 382 erwähnt sie bei älteren *Thalassema*-Larven nicht), ist Ähnliches wohl auch für *Echiurus* anzunehmen.

Die Zellen der ventralen Flimmerrinne oder Bauchrinne weichen ebenfalls von dem gewöhnlichen Epithel durch ihre Größe und Struktur ab. Sie erreichen jedoch bei weitem nicht die Dimensionen der Wimperkranzzellen. Ihre Cilien sind deutlich festzustellen. Man betrachte dafür Fig. 32 und 38 (*br*).

2. Das Nervensystem.

Man kann in der Ausbildung des Nervensystems während der ersten Periode zwei Etappen unterscheiden. In den jüngsten Stadien (mit noch ganz kleinen Mesodermstreifanlagen) zerfällt es in zwei noch unverbundene Zentren: das Cerebralganglion und die Anlage des Bauch-

*) Zahlreiche histologische Angaben macht Salensky (1904).

marks. In der zweiten Hälfte der Periode aber wird die Verbindung zwischen den beiden Zentren durch die Kommissuren hergestellt. Die Larve besitzt dann, da auch der Trochus in diesem Stadium schon Nerven enthält, ein ansehnliches und kompliziertes nervöses System.

a) Entwicklung des Cerebralganglions und des Bauchmarks.

α) Eigene Beobachtungen.

Den frühesten Zustand haben wir in Fig. 31 und 32 ausgebildet. Es ist erst das Cerebralganglion (*cgl*), das schon weiter differenziert ist als das Bauchmark, deutlich zu sehen, und zwar erscheint es in unserer Fig. 31 und 32 als Ektodermverdickung, deren Zellen schon, wie Polansichten erkennen lassen, Nervenfasern gebildet haben. Ich habe der Entstehung des Cerebralganglions ziemlich viel Aufmerksamkeit zugewendet, ohne aber zu einem bindenden Schluß zu gelangen. Eine Anzahl von Präparaten schien mir dafür zu sprechen, daß es aus zwei bilateral-symmetrisch gelegenen Bereichen größerer Zellen entsteht.

In der Umgegend der Scheitelplatte sind in der Epidermis einzelne blasige Hohlräume wahrzunehmen, die Anlagen von Drüsen, welche später in reichem Maße die Körperwandung gerade in der Umgegend der Scheitelplatte bevölkern.

Das Bauchmark entsteht in diesem Stadium in Form von symmetrisch zur Sagittalebene gelegenen zwei Zellbezirken an der Ventralseite der Hyposphäre, die als die erste paarige Anlage zu gelten haben. Sie sind in Aufsichten der Bauchfläche ziemlich leicht an ihren eng gelagerten zahlreichen Kernen zu erkennen. In Seitenansicht erscheinen sie als geringe Verdickungen. Diejenige des einen Feldes ist in Fig. 31 (*bm*) zu sehen.

Eine Kommissur zwischen Bauchmark und Cerebralganglion ist noch nicht vorhanden. Beide Teile entstehen selbständig. Gegenüber Fig. 31 und 32 zeigt uns Fig. 37 ein Folgestadium, aber keinen prinzipiellen Fortschritt. Das Cerebralganglion (*cgl*) hat eine größere Zellenzahl, und mehr Nervenfasersubstanz entwickelt und ragt infolge seines vermehrten Umfanges weiter ins Blastocöl (*blc*) hinein. Die Bauchmarkanlagen sind von dem Schnitt der Figur nicht getroffen. Sie haben sich als zwei Leisten von jetzt hoch prismatischen chromatinreichen Zellen weiter entwickelt und in die Länge gedehnt. Diese so entstandenen kontinuirlichen, kompakten Streifen gliedern sich weiterhin in einzelne Pakete; jedes Paket liefert eine Gruppe von Ganglienzellen. Ich verweise für diese Entwicklung auf das schon ziemlich weit vorgeschrittene Stadium der Fig. 48. Sie zeigt uns ein Totalpräparat in der Ansicht vom analen Pol. Mitten durch die Figur geht die Bauchrinne (*br*). Ihr zu beiden Seiten liegen die erwähnten Ganglienzellengruppen und, wie wir später näher beschreiben werden, unter diesen die Mesodermstreifen. Die Figur ist so eingerichtet, daß die linke Bildhälfte die Fläche des Ektoderms, also die äußerste Zellschicht darstellt, in der die Reihe der Zellpakete, eben der Gangliengruppen, liegt. Auf dieser Seite ist der tiefer liegende Mesodermstreif (*mstr*) nur mit punktiertem Umriß angegeben; dagegen sind die einzelnen Gangliengruppen (gl_1—gl_{16}) möglichst Kern für Kern eingezeichnet; wo dies, der großen Zahl der Kerne und ihrer mehr-

schichtigen Lage wegen nicht ging, wurde durch Tönung die Mehrschichtigkeit angedeutet. Die rechte Bildhälfte dagegen gibt in genauer Zeichnung den Horizont des Mesodermstreifens also die tiefere Zellschicht. Hier sind umgekehrt die Gangliengruppen nur im Umriß gezeichnet.

Die Figur zeigt ohne weiteres die oben besprochene Sonderung der ursprünglich kontinuierlichen Zellenstreifen des Bauchmarks in die einzelnen Ganglienpakete, deren Reihe sich bereits weit nach vorn ausgedehnt hat. Die vorderste sicher erkennbare Gruppe (gl_{16}) liegt weit gegen den Mund hin. Nach der Seite zu, von der Bauchrinne weg, werden die Pakete einschichtig und laufen allmählich im Ektoderm aus. Demgemäß ist die Abgrenzung der Pakete durch Umrisse auf der rechten Bildhälfte nach der Seite hin etwas willkürlich. Wir müssen dasselbe auch für die Grenzen der hinteren Gangliengruppen bemerken (gl_1—gl_5), die noch wenig gesondert sind; die Gesamtzahl der Pakete kann deshalb nur ungefähr festgestellt werden.

Fig. 48 ist noch in einer weiteren Beziehung zu betrachten. Sie zeigt uns die Beziehungen, die zwischen der Bauchmarkentwicklung und der Entwicklung des Mesoderms bestehen. Wir werden die Mesodermbildung weiter unten eingehend behandeln. Hier soll nur hervorgehoben werden, daß die Entwicklung des Bauchmarks keineswegs mit derjenigen der Mesodermstreifen genau parallel geht. Vielmehr ist das Bauchmark in seiner Entwicklung dem Mesoderm weit voraus, was leicht ersichtlich ist, wenn man die Lage des Paketes gl_{16} mit der Lage des Vorderrandes der Mesodermstreifen vergleicht. Dieser liegt höchstens auf der Höhe von gl_{10}. Wenn man den Larventeil, in dem sich das Mesoderm ausbreitet, als imaginale Rumpfanlage, den davor liegenden aber als larval im eigentlichen Sinn bezeichnet, so liegen die Anlagen des Bauchmarks nach dem Gesagten zur kleineren Hälfte im larvalen, zur größeren im imaginalen Abschnitte des Tieres.

Über die Entstehung des Bauchmarks aus dem Ektoderm geben uns außer den Flächenpräparaten auch die Querschnitte Auskunft. Es ist ein solcher durch das Bauchmark eines gleichen Entwicklungsstadiums in Fig. 38 abgebildet. Die Bauchmarksanlagen (*bm*), deren eine (bm_1) ganz, deren andere (bm_2) noch zur Hälfte gezeichnet ist, treten als verdickte Stellen des Ektoderms auf. In der rechts der Wimperrinne (*br*) gelegenen Ganglienreihe bilden Ektoderm- und Nervenzellen einen noch ziemlich einheitlichen Komplex (bm_1); links der Rinne aber haben sie sich schon in zwei Teile gesondert: eine äußere regelmäßige Zellschicht, die ektodermale Larvenwand, und einen darunter liegenden Teil, die Anlage des Bauchmarks selbst. Sie besteht aus Zellen mit kleineren und größeren Kernen. Die großkernigen (in bm_1 besonders deutlich) darf man ohne Zweifel als Ganglienzellen ansprechen. — Für die übrigen Teile der Figur — von der Borstenanlage werden wir später noch sprechen — siehe die Figurenerklärung.

Einen Längsschnitt durch die Bauchmarksanlage habe ich nicht abgebildet. Wir sehen an ihnen, was auch schon an den Flächenpräparaten (Fig. 48 und 49) zum Ausdruck kam, daß die Ganglienzellenleiste in diesem Stadium einen vorderen Bezirk mit ansehnlichen Gangliengruppen besitzt, die sich vom Ektoderm bereits abgesondert haben. Diese

nehmen von einem mittleren Bereich nach vorn und nach hinten, je weiter wir uns der Mundöffnung und dem After nähern, an Größe ab. Nach hinten aber schließt an den gegliederten Bereich eine noch ungegliederte Zone an, wo sich das Nervengewebe erst durch den Reichtum und die hoch prismatische Form der Zellen und nicht durch eine besondere Gliederung vom gewöhnlichen Ektoderm unterscheidet.

β) Die Angaben anderer Autoren.

In erster Linie kommen hier die Angaben HATSCHEKS und SALENSKYS für *Echiurus*, in geringem Maß auch diejenigen CONNS (1884) für *Thalassema* in Betracht.

Über das Cerebralganglion — von CONN als Supra-Ösophagealganglion bezeichnet (l. c., S. 383) — ist nichts Besonderes zu berichten. Meine Beobachtungen decken sich mit denjenigen SALENSKYS (1876) und HATSCHEKS (1880). Es entsteht als Verdickung des Ektoderms. SALENSKY hat allerdings in seiner späteren Arbeit (1904) beschrieben, daß »die Anlage des Gehirnganglions keine Platte, sondern vielmehr eine Grube darstellt« und »daß das Gehirn . . . in Form einer Einstülpung des Ektoderms angelegt sein muß« (l. c., S. 40). Diese Angaben sind gegenüber der früheren Beschreibung SALENSKYS (1876), derjenigen HATSCHEKS und meiner eigenen hinfällig. Die Grube entsteht lediglich durch Kontraktion der an der Scheitelplatte ansetzenden Muskeln. Sie fehlt an den lebenden Tieren. Das Vortreten des Ganglions aus dem Ektoderm in das Blastocöl ist nicht die Folge einer Einstülpung, sondern nur das Ergebnis einer Zellvermehrung. Über die histologische Differenzierung des Ganglions nach SALENSKY (1904, S. 41) in neurogene und fibrillogene Zellen habe ich keine Beobachtungen gesammelt.

Die Anlage des Cerebralganglions wäre, wieder nach SALENSKY, zuerst anscheinend unpaar, soll sich aber bald (1904, S. 41) zu zwei symmetrischen Komplexen differenzieren.

Hinsichtlich des Bauchmarks bin ich mit HATSCHEK (1880, S. 11) und SALENSKY (1904, S. 38, 44 f.) darin einig, daß das Gehirnganglion und der Bauchstrang unabhängig voneinander entstehen. Dagegen besteht über den Bildungsmodus des Bauchmarks zwischen beiden Autoren eine gewisse Strittigkeit, in der meine Beobachtungen zu gunsten HATSCHEKS entscheiden.

»Wir konnten,« sagt HATSCHEK, »das Ektoderm zu beiden Seiten der ventralen Flimmerrinne etwas verdickt sehen. An dieser Stelle nun wuchern vom Ektoderm eigentümliche, stark lichtbrechende Zellgruppen nach innen« (1880, S. 11). Diese Gruppen sind die Gangliengruppen und identisch mit den von mir abgebildeten Zellpaketen. SALENSKY hat (1904) diese HATSCHEKschen Angaben korrigiert, jedoch auf Grund von Beobachtungen, die nur bedingte Richtigkeit haben. Es sei, sagt er (l. c. S. 44), hervorzuheben, »daß das Bauchmark des *Echiurus* nicht in Form von gesonderten Zellengruppen angelegt wird«. Vielmehr erscheine es »in Form von zwei kontinuierlichen . . . Ektodermverdickungen, in welchen noch keine Spur von der Teilung in einzelne Ganglien nachgewiesen werden kann, obwohl bei denselben Larven die Segmentierung des Mesoderms in einzelne Somiten bereits begonnen« hat (*ib*). Nach meinen Beobachtungen hat SALENSKY zu dieser Auffassung nur insofern ein gewisses Recht, als die allerfrühe-

sten Stadien eine Gliederung noch nicht aufweisen, die Stadien, wo erst eine Verdickung des Ektoderms und noch keine Sonderung desselben in Epidermis und Nervengewebe stattgefunden hat. Dies gibt — siehe die oben angeführte Stelle — aber auch HATSCHEK selbst an. Das nächste Entwicklungsstadium, in dem die Borstensäcke eben in erster Anlage, Borsten selbst aber noch nicht zu finden sind, zeigt auch schon die beginnende Gliederung der Bauchmarkstreifen, welche vor sich geht, während das Nervengewebe sich vom Ektoderm absondert.

Wichtiger ist uns eine Auseinandersetzung mit HATSCHEK über das Wachstum des Bauchmarks. Nach ihm (1880, S. 11) besteht in Mesoderm- und in Bauchmarkentwicklung »scharf ausgeprägt« eine »von vorne nach hinten fortschreitende Differenzierung«. Das bedeutet für das Bauchmark: am vorderen Ende der Bauchmarkanlage liegen die am höchsten differenzierten Ganglienanlagen, am caudalen Ende die noch am wenigsten entwickelten. Wir haben oben gesagt, und werden dies in einem weiteren Kapitel genauer beschreiben, daß an der Bauchseite der Hyposphäre ungefähr gleichzeitig mit der Entwicklung des Bauchmarks auch diejenige der Mesodermstreifen beginnt. Nach unseren Beobachtungen*) aber ist hervorzuheben, daß die Koinzidenz der Mesodermentwicklung und der Entwicklung des Bauchmarks sonst nur gering ist. Schon HATSCHEK hat die Auffassung einer nach hinten fortschreitenden Differenzierung einigermaßen einschränken müssen. Es liegen, sagt er, »auch vor der Region des ersten Ursegments**), also in dem postoralen Kopfabschnitt, ... eine Anzahl ... Ganglienanlagen« (1880, S. 11). Diese Unstimmigkeit ist nach unserer Untersuchung noch bedeutender. Die Entwicklung des Bauchmarks zeigt sich von derjenigen des Mesoderms sogar in hohem Grade unabhängig. Man vergleiche dafür meine Fig. 48 und 49. Eine von vorn nach hinten fortschreitende Differenzierung gilt hier nur für den Bereich vom After bis etwa zur Gangliengruppe gl_9, während vor dieser Zone die Differenzierung umgekehrt von hinten nach vorne abnimmt, indem wir zu um so kleineren, i. e. jüngeren Ganglienanlagen kommen, je mehr wir uns dem Munde nähern. Man vergleiche dafür außer den schon genannten Bildern auch noch Fig. 34, wo wenigstens die drei vordersten Gangliengruppen (*bm*) und die noch sehr wenig weit entwickelten Mesodermstreifen (*mstr*) eingezeichnet sind. Es umfaßt darnach die von HATSCHEK angenommene Gesetzmäßigkeit nur einen Bruchteil der ganzen Anlage. Seine Bilder, Fig. 23 und 24, worauf sich seine Folgerungen stützen, sind nicht stichhaltig. Wir werden sehen, daß die von ihm dort angegebene Segmentierung des Mesoderms auf einen Irrtum beruht. Darnach ist es wohl eine Frage, ob wir mit der Differenzierungsweise des Bauchmarks und Mesoderms die theoretischen Folgerungen im Sinne der engen Verwandtschaft mit den Anneliden verbinden dürfen, wie es HATSCHEK getan hat.

*) Siehe auch SALENSKY, 1904, S. 46 und 1908, S. 318ff.

**) HATSCHEK beschreibt, wovon wir unten (S. 98) noch sprechen werden, daß die Mesodermstreifen in Segmente zerfallen. Dies ist, wie wir zeigen werden, unrichtig. Man kann aber, auch wenn das Mesoderm eine nicht segmentierte Schicht bildet, dennoch nach einer Beziehung zwischen der Entwicklung dieser Schicht, als Ganzes betrachtet, und der Entwicklung des Bauchmarks fragen und insbesondere betrachten, ob beide Organe sich korrespondierend entwickeln, das heißt, ob die Ausdehnung des Mesodermbereichs mit der Entwicklung des Bauchmarks parallel geht und Schritt hält, oder nicht.

Auch SALENSKY hat auf Grund der Untersuchung älterer Larven die referierte HATSCHEKsche Darstellung angegriffen. »Die vorderen drei Ganglien unterscheiden sich«, sagt er, »von den hinteren durch ihre geringere Größe und stellen offenbar die jüngsten eben in Bildung begriffenen Ganglien dar. Sie nehmen von hinten nach vorn in ihrer Größe ab. Wir haben hier ein Bild der wachsenden Bauchganglienkette vor uns, welches uns einen neuen Beweis für die oben ausgesprochene Ansicht bringt, daß das Wachstum der Bauchganglienkette auch an seinem vorderen Ende sich vollzieht« (1904, S. 48, bestätigt in 1908).

b) Die Entwicklung der Commissuren und die Innervierung der adoralen Flimmerzone.

α) Die Commissuren.

Die uns bisher bekannt gewordenen selbständigen Zentren für die Entwicklung des Nervensystems sind, wie zu Beginn des vorigen Abschnittes erwähnt wurde, die Scheitelplatte und das Bauchmark. Die Verbindung beider durch die Commissuren läßt nicht lange auf sich warten. Sie ist wahrscheinlich schon in der Larve mit den Mesodermanlagen von Fig. 48 vorhanden. Sicher findet man sie auf Stadien, die zwischen Fig. 49 und 51 stehen, d. h. in Larven, bei denen die erste Anlage der ventralen Borstensäcke eben auftritt, und bei denen die Mesodermzipfel, von welchen wir weiter unten sprechen werden, zusammen ungefähr einen Sektor von 180 Grad bedecken. Sie sind noch äußerst dünne, auch in Osmiumpräparaten oft kaum verfolgbare Faserzüge. Trotzdem finden sich schon in diesen Stadien beträchtliche Anhäufungen von Ganglienzellen in der Trochalgegend zu beiden Seiten des Mundes. Man wird dadurch zu der Annahme gedrängt, daß neben den beiden Entwicklungszentren Scheitelplatte und Bauchmark noch ein drittes selbständig sich entwickelndes Zentrenpaar vorhanden ist in Gestalt von subösophagealen Zellgruppen, Ganglienzellen, die sich unterhalb der beiden Mundwinkel angehäuft finden. Diese würden also an Ort und Stelle, unabhängig vom Bauchmark und Scheitelplatte sich entwickeln, und von ihnen würden im wesentlichen die Commissuren in der Mundgegend gebildet. Es hätte diese Anschauung gewisse theoretische Folgen.

Über die Topographie der Commissuren gibt die schematische Fig. 39 Aufschluß. Die Commissuren (*co*) sind ohne weiteres zu sehen. Die Figur beruht auf der Rekonstruktion einer Serie von Querschnitten einer Larve, die etwa meiner Figur 49 und HATSCHEKS Fig. 23 entspricht. Sie gibt uns eine Frontalansicht. Man sieht in der Mitte der Figur den Mund (*m*), oben das Cerebralganglion, unten das Bauchmark (*bm*).

Schnitte aus der gleichen Serie (außer 45), welche die Commissur zeigen, sind in Fig. 40—46 abgebildet. Fig. 40 und 41 geben Schnitte durch den in der Episphäre gelegenen Teil, die Schnitte von Fig. 42 und 43 gehen durch den präoralen Trochus, Fig. 44, 45 liegt im postoralen Trochus, Fig. 46 geht durch den in der Hyposphäre gelegenen Teil der Commissur. Über den Bau der Commissur geben, wenn wir von dem in der Intertrochalzone gelegenen Stück vor-

läufig absehen, die Fig. 40, 41 und 46 Aufschluß. Alle drei Figuren zeigen dasselbe Bild, das Querschnittbild durch einen bald dickeren, bald dünneren fibrillären Strang (*co*), dessen einzelne Fibrillen als Punkte erscheinen. Übrigens werde ich bei der nun folgenden Besprechung der trochalen Nerven auf diese Figuren noch zurückkommen.

β) Die Nerven des trochalen Gürtels.

Es ist recht schwierig und sehr mühselig, eine genaue Kenntnis der Innervierung dieser Zone zu erlangen. Ich habe die Untersuchung vom topographischen Gesichtspunkt aus ziemlich eingehend geführt, da sie mir in theoretischer Hinsicht interessant erschien, möchte aber hinzufügen, daß wohl noch ein weiteres Studium notwendig ist, um das Ergebnis ganz sicherzustellen. Auch diese Nerven sind in der eben erwähnten Bilderreihe Fig. 39—46 dargestellt. Wir wollen zuerst die Topographie an Hand der Rekonstruktion des trochalen Nervensystems, Fig. 39, betrachten; sie ist, wie oben schon gesagt, eine frontale Ansicht. Das Cerebralganglion (*cgl*) und das Bauchmark (*bm*) sind durch die zwei den Mund (*m*) umfassenden Commissuren (*co*) verbunden. Oberhalb des Mundes verläuft der präorale (*prtr*), unterhalb der postorale (*potr*) Wimperkranz. Die Commissuren laufen quer unter beiden Kränzen durch und besitzen an beiden Schnittpunkten eine Anhäufung von Ganglien, im ganzen also vier.

Wo die Commissuren unter dem präoralen Wimperkranz durch laufen, liegen die Ganglien des einen Paares, die wir als Trochalganglien (*trgl*) bezeichnen wollen. Sie liegen nicht nur in der Bahn der Commissur, sondern sie sind gleichzeitig die Hauptganglien des präoralen Ringnerven (*prn*), der als ein kräftiger Nervenstrang innen und etwas unterhalb des präoralen Wimperkranzes verläuft.

Wo die Commissuren unter dem postoralen Wimperkranz durch laufen, ist das zweite Ganglienpaar, die ösophagealen Ganglien (*oegl*). Sie sind gleichzeitig die Hauptganglien des postoralen Ringnerven (*pon*), der unter dem postoralen Wimperkranz hinläuft. Außerdem gehen von ihnen zwei Nervenpaare zum Ösophagus, eines an seine ventrale Seite (ventraler Ösophagealnerv oder Ösophagealnerv schlechtweg, oen_1), eines an die Dorsalseite (dorsaler Ösophagealnerv, oen_2). Von den Ösophagealganglien laufen die Commissuren weiter und erreichen bald die vordersten Bauchmarkganglien, welche gegenseitig durch einen Querstrang in Verbindung stehen. Das Bauchmark selbst war in der Schnittserie nicht günstig getroffen; es ist nach Totalpräparaten in Fig. 39 schematisch eingezeichnet.

Zusammenfassend können wir sagen: die junge Larve, deren Mesoderm wohlgemerkt erst im Beginn der Entwicklung steht, besitzt bereits ein reichentwickeltes Nervensystem. Die beiden Hauptteile, Scheitelplatte und Bauchmark, sind durch zwei Commissuren verbunden. Diese besitzen jedoch, so scheint es wenigstens, eine selbständige Bedeutung, da sie zwei Ganglienpaare aufweisen, von denen die Ringnerven der Wimperkränze und die Nerven des Ösophagus ausgehen. Die Mundöffnung wird also nicht nur von der Commissur, sondern auch von einem engeren Ring umfaßt, der von den unten und oben an der Mundspalte hinlaufen-

den Teilen der beiden Ringnerven und den diese Teilen verbindenden Strecken der beiden Commissuren gebildet wird.

Als genaue Belege zu der topographischen Figur dienen die schon erwähnten Fig. 40—46. Fig. 40, 41 und 46, die Schnitte durch die Commissuren, wurden oben schon kurz erwähnt*) und sollen jetzt noch näher erläutert werden.

Fig. 40. Querschnitt der Commissur in der Episphäre nahe oberhalb des präoralen Drüsenkomplexes**). Der Nervenstrang (*co*) ist stattlich und durchaus deutlich. Großkernige Zellen, die wir oben als Ganglienzellen gedeutet haben, liegen im Schnitt keine.

Fig. 41: Querschnitt der Commissur (*co*) im präoralen Drüsenkomplex. Sie ist von den blasigen (in der Figur viel zu dunkel geratenen) Drüsenzellen (*drz*) eingeengt und wesentlich dünner als in Fig. 40, aber doch durch den ganzen Drüsenbereich sicher zu verfolgen.

Fig. 42: Querschnitt der Commissur im präoralen Wimperkranz. Man sieht die Trochuszellen (*trz*) mit ihren großen Kernen und an der Innenseite (in der Figur oben) den Querschnitt des Nervenstranges (*co*).

Fig. 43: Diese Fig. stellt das Trochalganglion (*trgl*) der einen Seite dar, also das wichtige Stück der Verschmelzung von Commissur und Trochalnerv. Das Ganglion erstreckt sich über drei Schnitte, von denen zwei abgebildet sind (Fig. 43*a* und *b*), die in der Richtung Scheitel-Anus aufeinander folgen. Die Zellen mit den großen Kernen (*glz*) in Fig. 43*a* sind wohl als Ganglienzellen anzusehen. Der in Fig. 43*a* zu oberst liegende Teil des Nervenstrangs, wo die Hinweisungslinie (*trgl*) endigt, geht in die zum Scheitel führenden Commissur der Fig. 42 und 41 über. In dem entsprechenden Bezirk des folgenden Schnittes (Fig. 43*b*) zweigen die Fasern des präoralen Trochalnerven (*prn*) ab, und im nächstfolgenden hier nicht abgebildeten Schnitt endlich geht dieser Bezirk in das nach dem Bauchmark hinziehende Stück der Commissur über. Die Durchkreuzung der Commissur und des Trochalringes ist demnach einwandfrei gezeigt. Man sieht Fasern des Ringnerven in den Bereich der Commissur eintreten (Fig. 43*b*).

Fig. 44: Diese Fig. gibt das eine Ganglion des Ganglien-Paares wieder, die wir als Ösophagealganglien bezeichnet haben. Hier kreuzen sich die vier oben genannten Nerven: erstens die vom Trochus herkommende und zum Bauchmark ziehende Commissur; zweitens der an der Dorsalseite des Ösophagus hinlaufende dorsale Ösophagealnerv (oen_2), drittens der an der Ventralseite des Ösophagus hinlaufende ventrale Ösophagealnerv (oen_1) und viertens der postorale Trochalnerv (*pon*). Die Ösophageal-Ganglien liegen genau in den Mundwinkeln. Die Larvenwand bildet dort jederseits eine Vertiefung, eine Grube, die sich als schmale Rinne in die Mundöffnung hineinzieht und in ihr ausflacht. Der abgebildete Schnitt trifft die hintere Grubenwandung. An ihr ist, bei tiefer Einstellung, die abgebildete Nervenschicht zu sehen. Stellt man

*) Das Präparat wurde in Pikrinsäure-Formol fixiert. Die Schnitte wurden mit Hämatëin I. A. nach Apáthy gefärbt. Die Nervenfasern traten im Präparat gelb aus dem bläulichen Plasma heraus und waren relativ leicht zu erkennen.

**) Die Lage und Ausdehnung dieser und der postoralen Drüsen ist in Fig. 39 eingezeichnet.

höher ein, so trifft man die ektodermale Wandung selbst, an deren Innenseite nach dem Gesagten die Ganglienschicht liegt. Geht man endlich zu einem noch höheren Horizont, d. h. stellt man den nächsten Schnitt in der Richtung nach dem Scheitel hin ein, so trifft man die Höhlung der Grube, deren Umriß noch als punktierte Linie in die Figur eingezeichnet ist. Die weiter nach vorn folgenden Schnitte zeigen die Fortsetzung der Rinne in den Mundwinkel hinein. Sie sind hier nicht abgebildet. — In der Zeichnung, die aus mehreren Schnitten kombiniert wurde, sind naturgemäß nicht alle vier genannten Nerven im ganzen Verlauf zu sehen*). Man sieht deutlich den abgehenden postoralen Trochalnerven (*pon*) nach dem Munde und auch nach außen hin verlaufen. Von den beiden Ösophagealnerven dagegen sieht man nur die Ansätze. Der Abzweigungspunkt des ventralen ist mit dem Buchstaben $ön_1$, derjenige des dorsalen mit $ön_2$ gekennzeichnet. $ön_2$ ist sehr schmächtig und nicht weit zu verfolgen. Der ventrale Ösophagealnerv dagegen ist leicht im weiteren Verlauf am Ösophagus nachzuweisen (vgl. Fig. 47). — Auch die Commissuren verlaufen senkrecht zur Bildebene. Das nach der Scheitelplatte hin laufende, also rostrale Stück der Commissur (*rco*), geht nahe dem Querschnitt des larvalen Längsmuskels ab und läßt sich sehr leicht weiter bis in den Horizont der Fig. 43 nachweisen. Die nach dem Bauchmark hinlaufende Commissur aber geht ungefähr von der Mitte des ganzen Kreuzungskomplexes aus. Man kann ihre Querschnitte in den folgenden Schnitten der Serie wahrnehmen und feststellen, daß sie in der Tat in den Kreuzungskomplex einmündet. Der Ansatz selbst ist in Fig. 44 nicht zu erkennen. Aus allen diesen Angaben, sowie aus dem vielfach sich kreuzenden Faserverlauf, der aus der Figur deutlich wird, ergibt sich, daß sowohl der postorale Ringnerv als auch die beiden Teile der Commissuren und endlich auch die beiden Ösophagusnerven sich kreuzen und wechselseitig miteinander in Verbindung stehen.

In Fig. 45 ist der postorale Trochalnerv noch besonders dargestellt, und zwar ein Stück, welches nicht der Mundgegend angehört, wo besondere komplizierte Verhältnisse herrschen, sondern ein Stück des Trochus aus einer der Mundöffnung gegenüberliegenden Stelle. Der postorale Trochalnerv unterscheidet sich von dem präoralen nur durch geringere Stärke. In den Faserverlauf sind zentrale Zellen eingelagert, die wir wohl als fibrillogene Zellen ansprechen dürfen. Es geht daraus hervor, daß der Faserring nicht nur von Ösophagealganglien aus gebildet wird. Man vergleiche dazu auch die Angaben Salenskys (1904, S. 37 und 38) über den Bau des präoralen Ringnerven. — Das Präparat, das der Fig. 45 zugrunde liegt, ist, beiläufig bemerkt, nicht das nämliche, wie bei Fig. 40—44. Es gehört zu einer anderen noch etwas jüngeren Larve im ersten Beginn der Mesodermzipfelbildung und noch ohne Borstenanlage. Endlich ist in Fig. 46 ein Querschnitt durch die Commissur zwischen Ösophagealganglion und Bauchmark abgebildet. Der Strang ist hier wie bei Fig. 41 sehr dünn, offenbar wie dort durch die Drüsen eingeengt.

Von einer Abbildung der nach wenigen Schnitten folgenden ersten Gangliengruppe des Bauchmarks habe ich abgesehen. Der Strang, der diese vordersten Gruppen der beiden

*) Auch ist der Faserverlauf im Präparat beträchtlich deutlicher als in der Figur.

Commissuren verbindet, ist sehr deutlich. Er hält an Stärke die Mitte zwischen den beiden Trochalnerven und liegt weit vor dem Mesodermbereich und auch vor den Mündungen der Protonephridien.

Schließlich ist in Fig. 47 ein letztes Bild gegeben, welches die ventralen Ösophagealnerven am Ösophagus selbst zeigt*). Es handelt sich um einen Querschnitt durch den Ösophagus einer allerdings schon etwas älteren Larve aus der nächsten Entwicklungsperiode. Über den Bau des Ösophagus wird weiter unten gehandelt werden; hier nur so viel, daß er aus einem einschichtigen Epithel besteht, an dessen äußerer, gegen die Körperhöhle gerichteten Fläche Muskeln hinlaufen. Die beiden Nerven erscheinen im Querschnitt als granulierte Stellen (*oen*) in der Ösophaguswand und sind durch die ganze Länge des Ösophagus zu verfolgen bis nahe an seinen Ansatz am Mitteldarm.

γ) Die Angaben anderer Autoren.

Meine Beobachtungen zeigen gegenüber Hatschek und Salensky, daß bereits die junge Larve ein umfängliches Nervensystem besitzt, welches aus einem Cerebralganglion, einem paarig angelegten Bauchmark, den Commissuren und einem trochalen Nervensystem besteht. Hatschek hat lediglich die Entwicklung des Cerebralganglions und der Commissuren beschrieben, während die beiden Ringnerven ihm unbekannt geblieben sind. Ferner hat er offenbar von den Ösophagealnerven etwas gesehen. »Am hinteren Mundrande«, sagt er, »schien mir von der Commissur aus ein in der Tiefe des Ektoderms verlaufender Nerv gegen den Ösophagus in die Tiefe zu ziehen« (1880, S. 14). Dies trifft in der Tat für die von uns beschriebenen ventralen Ösophagealnerven zu.

Eine ausführlichere Schilderung dagegen hat Salensky (1904) geliefert, gegen deren Angaben allerdings zum Teil Widerspruch erhoben werden muß. — Ösophagealnerven, die vom Cerebalganglion zum Ösophagus ziehen sollen, habe ich nicht gefunden, auch bei ganz günstigen Osmiumpräparaten nicht. Ebensowenig fand ich die von ihm erwähnten (1904, S. 43) episphäralen Nerven, die den episphäralen Längsmuskeln entlang laufen sollen. Dagegen habe ich den Nervenring des Prototrochs beobachtet, wie ihn zuerst Salensky beschrieben hat. Eine besondere Untersuchung in histologischer Richtung habe ich nicht angestellt und kann auf diesen Teil der Darstellung Salenskys nicht eingehen. Weiter ist darauf hinzuweisen, daß Salensky (vgl. 1904, S. 34) wohl den präoralen, nicht aber den postoralen Ringnerven und ebensowenig die zwei an den Ösophagus ziehenden Nervenpaare gefunden hat. Er beschreibt zwar eine Innervierung der Intertrochalzone. Sie sei »der Sitz eines wohlentwickelten Nervensystems, welches aus zwei Längsstämmen (Intertrochalnerven) und aus subectodermalen Nervenzellen besteht« (1904, S. 35). »Die intertrochalen Nerven stellen zwei symmetrisch zu beiden Seiten der Mundöffnung im Ectoderm liegende Nervenstämme dar, die von dem Ringnerven ihren Ursprung

*) Auch in Fig. 37 ist dieser Nerv getroffen.

nehmen und sich nach hinten begeben. . . . Ich konnte sie nur eine kurze Strecke, namentlich von ihrer Anfangsstelle bis zur Umbiegungsstelle der hyposphären [Längs-]Muskeln verfolgen, zu denen sie sich richten und in denselben, wie es scheint, endigen« (ib.). Es ist kaum ein Zweifel, daß diese Intertrochalnerven Teilen der Trochalganglien meiner Darstellung und den an sie ansetzenden Stücken der Commissur gleichzusetzen sind*). Diese Stücke sind so gelagert, wie es die Salenskyschen Angaben verlangen, und seine Figuren annehmen lassen. Auf die Identifizierung der subektodermalen Nervenzellen gehe ich, da es sich um zerstreute Elemente handelt, nicht ein.

3. Der Ösophagus.

Die Entstehung des Ösophagus können wir nicht direkt beobachten, da ihn auch die jüngsten Larven schon besitzen. Doch treten Kenntnisse bei anderen Echiuriden ergänzend ein, insbesondere an der nächsten Verwandten des *Echiurus*, der *Thalassema*. Bei dieser Form ist die Entstehung des Ösophagus aus dem Ektoderm *ab ovo* von Torrey (1903, S. 307 ff. nachgewiesen worden. Aber auch bei *Echiurus* gibt es, wenngleich die direkte entwicklungsgeschichtliche Beobachtung fehlt, Tatsachen, die uns die Entstehung des Ösophagus aus dem Ektoderm wahrscheinlich machen.

Der Ösophagus kommt in Fig. 31, 32, 37 und 47 zur Darstellung. Fig. 31 und 32 sind die jüngsten Stadien, die in den Anfang der ersten Entwicklungsperiode fallen; Fig. 37 gehört in die zweite Hälfte der ersten, Fig. 47 schon in die nächste Periode.

Für die Lage des Ösophagus in der Larve betrachte man die Fig. 31, ein Totalpräparat. Er bildet ein mit der breiten Mundspalte beginnendes, dorso-ventral flach gedrücktes Rohr, das sich weiter nach innen verschmälert und mit enger Öffnung in den Mitteldarm übergeht. Dabei beschreibt es einen charakteristischen, schon von Salensky (1876, S. 321) beschriebenen und abgebildeten Bogen gegen die Scheitelplatte hin und biegt erst vor der Einmündung in den Mitteldarm scharf um. Sein Lumen ist, der Mundspalte entsprechend, zuerst breit ausgezogen, dann rundlich. Sein Epithel bildet (vgl. Fig. 47) längsverlaufende Falten, die in ihrer Ausbildung, Form und Zahl variieren. Es ist dies alles bereits von Salensky (1876, S. 322) und Hatschek (1880, S. 9) beschrieben worden.

Näheren Aufschluß über den Bau der Ösophaguswand geben uns Fig. 32, 37 und 47. Das Ektoderm der Larvenwand geht kontinuierlich in die Ösophaguswand über. Zwischen beiden besteht, wenn man von den Drüsen des Ektoderms absieht, eine große histologische Ähnlichkeit. Ja, es ist zwischen den Zellen der Bauchrinne und den Ösophaguszellen kaum ein Unterschied. Man ist berechtigt, zum Vergleich gerade die Bauchrinne herbeizuziehen, weil sie, wie der Ösophagus, cilientragende Zellen besitzt. Ösophagus und Mitteldarm dagegen sind von Anfang an histologisch sehr verschieden differenziert. Dies ist wohl schon Grund genug, die Entstehung des Ösophagus aus dem Ektoderm für nahezu sicher zu halten.

---

*) Ob Nerven an die hyposphaeralen Längsmuskeln herantreten, möchte ich unentschieden lassen. Der Fortsatz an der rechten Seite des Ganglions von Fig. 43a wäre vielleicht so zu deuten.

Die Muskulatur des Ösophagus, welche mesenchymatischen Ursprungs ist, werden wir im Abschnitt D behandeln.

Außer dem Ösophagus ist auch der Afterdarm ektodermaler Herkunft. Ich werde ihn aus Zweckmäßigkeitsgründen erst im Anschluß an den Mitteldarm (S. 74) besprechen.

C. Entodermale Bildungen.

Entodermalen Ursprungs ist nur der Mitteldarm. Von einem Beweis für diesen Satz auf Grund des Materials von *Echiurus* selbst kann man natürlich nicht sprechen. Seine Richtigkeit beruht lediglich auf den Beobachtungen der Darmentwicklung anderer Würmer. Es sei vor allem hier auf die Entwicklungsgeschichte der Verwandten des *Echiurus*, der *Bonellia* hingewiesen. Man vergleiche die Arbeit Spengels von 1879, wo die Herkunft der Darmbestandteile beschrieben wird, und ferner sei wiederum auf die Arbeiten von Torrey über *Thalassema* (1902, 1903) hingewiesen, wo die Genealogie des Entoderms durchgeführt ist.

Der Bau des Mitteldarmes.

Abweichend von Salenskys alter Darstellung (1876, S. 322) und Hatscheks Beschreibung (1880, S. 6), dagegen in Übereinstimmung mit den neuen Angaben Salenskys (1904, S. 51), besteht der Mitteldarm schon in den jüngsten Stadien aus zwei Kammern, einer vorderen und einer hinteren, die ich mit dem genannten Autor als Ösophagealkammer und Rektalkammer bezeichnen will*). Sie sind durch die Mitteldarmklappe (*kl*) getrennt, deren (etwas schiefe) Lage aus Fig. 31, 32, 37 und 70 zu ersehen ist. Die Kommunikation zwischen beiden Kammern geschieht durch eine nahe der ventralen Mittellinie gelegene Öffnung, welche aber für gewöhnlich kontrahiert und deshalb schwer nachweisbar ist. Nur wenn Nahrungskörper aus der Ösophagealkammer in die Rektalkammer übergehen, wird sie erweitert und sehr deutlich. Die Ösophagealkammer (*oek*) ist geräumig und länglichoval. Die Rektalkammer (*rk.*) ist kleiner und umfaßt in charakteristischer Weise den hinteren Teil der Ösophagealkammer. Fig. 31 und 32 geben dafür eine gute Vorstellung.

Die Wandung der Ösophagealkammer (Fig. 31) ist einschichtig (Hatschek, 1880, S. 21; Salensky, 1904; Conn, 1884, S. 387) und besteht aus relativ wenigen, sehr platten Zellen mit lockerem Plasma. Nur im Bereich des Ösophagus-Ansatzes sind die Zellen hoch und gedrängt. Sie ragen dort lappig in das Kammerlumen hinein. Wimperung besitzt, wie Salensky (1904, S. 51) hervorhebt, die Ösophagealkammer nicht, von der Übergangsstelle in die Rektalkammer abgesehen, worauf wir weiter unten noch zurückkommen werden. In etwas

*) Eine gleiche Zusammensetzung aus zwei Kammern besitzt auch der Darm der *Thalassema* (Conn, 1884, S. 387; Torrey, 1903, S. 205).

späteren Stadien, wie Fig. 37, werden die Zellen der Ösophagealkammer*) alle höher. Es sind dann, und deutlicher noch später überall und nicht nur im Mündungsbereich des Ösophagus die lappigen, in das Kammerlumen vorspringenden Zellen zu finden.

Die Rektalkammer. Die dorsale Wand ist wie die Wand der Ösophagealkammer gebaut, nur der ventrale Teil zeigt eine auffallende Differenzierung. An ihr läuft in der Mediane vom After weg gegen die Ösophagealkammer hin eine Flimmerrinne. Ihre wimpertragenden Zellen sind höher und regelmäßiger als die Zellen der übrigen Wandteile, dicht gedrängt und prismatisch. Sie sind in Fig. 32 und 37 zu sehen. Auf eine genauere Abbildung habe ich verzichtet. Dieser Flimmerapparat, der von Hatschek (1880, S. 6 und 9) und Salensky (1904) für *Echiurus*, von Conn (l. c., S. 387) und Torrey für *Thalassema* eingehend beschrieben wurde, bekommt später einen komplizierten Verlauf, auf den ich noch zurückkommen werde. Im vorliegenden Stadium ist seine Topographie noch verhältnismäßig einfach. Er biegt (Fig. 31, *fl*) im Bereich der Rektalkammer aus der Medianlinie nach der rechten Seite aus, bildet eine Schleife und kehrt wiederum mit seiner Mündung in die Mediane zurück. Wesentlich ist, was Fig. 31 nicht deutlich erkennen läßt, was wir aber später an etwas älteren Larven als zweifellos finden werden, daß die Flimmerschleife ganz im Bereich der Rektalkammer liegt, aber mit ihrem Vorderende in die Ösophagealkammer einmündet, nahe der Kommunikationsstelle beider Kammern.

Die Ösophageal- und die Rektalkammer werden, wie erwähnt, durch die von Salensky gefundene Mitteldarmklappe getrennt. Nach dem Autor soll sie »aus zwei, zunächst voneinander getrennten Zellenlamellen angelegt« werden (1904, S. 54). Unsere Fig. 32 und 37 zeigen aber, daß dies nicht zutrifft: sie ist sehr deutlich einschichtig. In späteren Stadien kann sie allerdings oft zweischichtig werden (vgl. Fig. 52 a). Die sie zusammensetzenden Zellen stimmen — contra Salensky, 1904, S. 54 — in ihrem Habitus und in der Form mit den übrigen Darmzellen völlig überein. — Wir können die Frage, wie diese eigentümliche Scheidewand entsteht, nicht entscheiden und müssen auch Salensky (vgl. 1904, S. 54), der keine jüngeren Stadien als die unserigen untersuchte, die Berechtigung zu dieser Entscheidung absprechen, zumal seine Angaben über den Bau der Klappe nur teilweise richtig sind. Dagegen hat Torrey (1903, S. 205) die Entstehung bei *Thalassema* beobachtet. Die Bildung der Klappe »is first indicated by the projection of a single row of cells, but this is immediatly followed by a double row«. Es kommt also zur Einwucherung einer ein- oder zweischichtigen Zellplatte, womit unsere Bilder in Übereinstimmung stehen. Nach Salensky soll, freilich auf Grund nicht gut aussehender Präparate (seine Fig. 39 und 40, 1904, S. 52), »der Mitteldarm in den jüngsten Stadien nicht hohl, wie er später erscheint, sondern mit mehreren Zellklumpen erfüllt« sein. Dies weise darauf hin, »daß der Mitteldarm während der embryonalen Entwicklung in Form eines soliden Klumpens angelegt werden muß« (ib.). Es ist dies allerdings nach der Untersuchung an anderen Echiuriden (Spengel, 1879, für *Bonellia*, Torrey, 1903, S. 195, für *Thalassema*) durchaus wahrscheinlich. So ist bei *Thalassema* (Torrey, l. c.) die Gastrulation »a modified embolic type and consists merely of the

*) Sie ist in Fig. 37 wohl etwas kontrahiert.

insinking of the entoblastic plate«. Bei der Ausbildung des Hohlraums innerhalb des Entoderm-Klumpens aber soll dann nach SALENSKY ein Teil dieser Masse zerfallen und »als Nahrung von den sich entwickelnden peripherischen Zellen verbraucht« werden oder auch »durch die Analöffnung nach außen hinausgestoßen« werden (S. 53). TORREYS Angaben für *Thalassema* und meine Beobachtungen an *Echiurus*-Larven lauten anders. Nach TORREY findet eine Bildung des Darmhohlraumes »by an absorption of the digestive mass« (1903, S. 205) nicht statt, und bei meinen *Echiurus*-Larven, die nach der Entwicklung anderer Organe sicherlich ebenso jung wie die von SALENSKY untersuchten gewesen sind, ist niemals mehr ein kompakter Darm wahrzunehmen. Die Figuren meiner jüngsten Larven stimmen mit TORREYS ältester Fig. 8 A mit hohlem Darm durchaus überein.

Für den Enddarm (Afterdarm) zeigt unsere Fig. 32 sehr klare und instruktive Verhältnisse. Wir finden die rektale Kammer gegen den After noch nicht offen. Die Entodermwandung läßt sich noch überall deutlich als abschließende, im Bereich des späteren Durchbruchs allerdings schon kernfreie und nicht zweischichtige Lamelle verfolgen. Infolgedessen kann man hier leicht erkennen, wieweit der Enddarm von außen her reicht; er ist sehr kurz, eine nur wenig tiefe Einsenkung des Ektoderms, und entsteht offenbar verhältnismäßig spät, wie es auch TORREY (1903, S. 204/5) für *Thalassema* hervorhebt. Andererseits beweist uns das Präparat sehr deutlich, daß die Rektalkammer nicht etwa zum Afterdarm gehört, sondern wirklich ein Abschnitt des Mitteldarmes ist.

Es ist mir zweifelhaft, wie HATSCHEK die einzelnen Teile des Mitteldarms interpretiert. Ich zitiere hier die Stelle, die sich auf seine Fig. 8 bezieht, welcher unsere Fig. 31 entspricht: »Bemerkenswert ist eine lebhaft flimmernde Rinne, die an dem hinteren Ende des Mitteldarms, an der rechten Seite, doch mehr ventralwärts gelegen ist, und die sich direkt in den lebhaft flimmernden, kurzen, trichterförmigen Enddarm fortsetzt« (1880, S. 6). Man gewinnt darnach an Hand seiner Fig. 8 den Eindruck, Enddarm sei der ganze in der Tat trichterförmige Abschnitt, der in seiner Abbildung rechts von dem Mesodermstreifen gelegen ist. Es ist aber auf Grund meiner Fig. 31 und 32 kein Zweifel, daß dieser Darmteil samt der Flimmerschleife fast ganz zur entodermalen Rektalkammer gehört, von der das letzte, kurze ektodermale Afterstück zu unterscheiden ist. Sowie der in meiner Fig. 32 noch vorhandene Verschluß der Rektalkammer nach außen verschwindet, geht diese ohne sichtbare Grenze in den ektodermalen Enddarm, d. h. in den After über.

D. Die Bildungen des Mesenchyms und des Mesoderms.

Wir finden schon in den jüngsten Stadien, wie die Arbeiten früherer Autoren gezeigt haben, zweierlei Zellmaterial, welches weder dem Ektoderm noch dem Entoderm angehört; es sind einerseits mesenchymatische Zellen, die zerstreut im Blastocöl liegen (Fig. 32 *myz*),

andererseits zwei wohlumschriebene Zellkomplexe in der Nähe des Afters, die beiden Mesodermstreifen (Fig. 31 *mstr*), die unser besonderes Interesse verdienen. Auf Grund der Untersuchungen von HATSCHEK, SALENSKY und vor allem, wenn wir in der Gruppe der Echiuriden bleiben, von TORREY (1902, 1903) an *Thalassema*, müssen diese beiden Materialien als prinzipiell verschieden betrachtet werden. Die Mesenchymzellen sind nach SALENSKY (1904, S. 62) als larvales, primäres und die Streifen als sekundäres eigentliches Mesoderm anzusehen. Das larvale ist ektodermaler, das Streifenmesoderm aber entodermaler Herkunft. Die Arbeiten TORREYS sind uns in dieser Hinsicht ganz besonders wichtig; sie liefern für *Thalassema* eine vollständige Kenntnis der Herkunft dieser beiden Mesoblastteile und damit wird für uns, die wir die Entwicklungsgeschichte des *Echiurus* erst mit den jungen Trochophorastadien beginnen können, eine schwer empfundene Lücke ausgefüllt; denn wir dürfen ohne Zweifel die Ergebnisse an *Thalassema* auch auf *Echiurus* anwenden. Wir müssen auf diesen Teil der genannten Arbeit näher eintreten. Nach TORREY (1903) entsteht in Übereinstimmung mit zahlreichen zellanalytischen Untersuchungen an *Anneliden**) das Mesenchym der Trochophora aus dem Ektoderm; es wird bekanntlich aus diesem Grunde als Ektomesoblast und Ektomesoderm bezeichnet. »The first quartet of micromeres is formed at the third cleavage ... of the four subequal ‚macromeres‘. Then follow a second quartet . . . and a third quartet. These three quartets give rise to all of the ectoblast and also to all the ectomesoblast« (S. 169). »Ten large ectomesoblast cells sink in and give rise to all the mesenchyme. Three of these cells are from . . . the third quartet and seven from the first quartet« (S. 223). Es wird dadurch auch die Angabe CONNS (1884) überholt: »Conn's error in describing the mesenchyme as arising from the entoderm near the blastopore is accounted for by the fact, that these ectomesoblast cells lie in close association with the entomeres« (ib.). Die Derivate dieser 10 Zellen werden von TORREY weiter präzisiert und dadurch wird sichergestellt, daß in der Tat auch das bei *Echiurus* als Mesenchym bezeichnete Zellmaterial ektodermale Herkunft hat. Sie liefern »gut muscles« (S. 224, 225) »ring musculature« (S. 225), ferner »a part of the ventro-œsophageal musculature« (S. 225); endlich geben sie das Material »in large part to the muscles running from the body wall to the œsophagus« (S. 224).

Mit diesen Angaben mag man die Rolle vergleichen, welche das mesenchymatische Zellmaterial in der *Echiurus*-Larve spielt. Sie ist der hier erwähnten parallel, und der Schluß, daß das Mesenchym bei *Echiurus* auch ein typisches Ektomesoderm ist, wird darnach keinem Zweifel begegnen können, zumal bei Anneliden weitere eingehende Parallelen in gleichem Sinne vorhanden sind. Wir werden davon eine Darstellung im theoretischen Teil des II. Bandes geben. Es sei übrigens schon hier darauf verwiesen, daß bereits nach CONN (1884, S. 395) und wiederum nach TORREY (l. c., S. 225) dieses Mesenchym keineswegs nur larvale Bedeutung hat, sondern in geringerem oder höherem Maß am Aufbau des erwachsenen Tieres teilnimmt. Wir werden diese Angabe bestätigen und in bedeutungsvollem Maße erweitern können.

*) Literatur vgl. TORREY, S. 169.

Über das Mesoderm der Mesodermstreifen können wir uns kürzer fassen. Die Ausgangszelle dafür ist bei *Thalassema* wie bei Anneliden eine Schwesterzelle der Entodermzellen, weshalb dieses Mesoderm den Namen Entomesoderm erhalten hat; andererseits wird es, da aus ihm die Cölomwände hervorgehen, als Cölomesoderm bezeichnet. Torrey: »The posterior member of the fourth quartet produces the cœlomesoblast, but the other members of this quartet as well as the fifth quartet and the macromeres give rise only to entoblast« (S. 170). Diese Ausgangszelle teilt sich zunächst in zwei bilateral-symmetrisch gelegene Tochterzellen. »From them are ultimatly formed the right and left cœlomesoblast bands« (S. 184), auf deutsch die beiden typischen Mesodermstreifen. Es stimmt dieser Befund, wie Torrey hervorhebt (S. 218ff.), vollkommen mit den Verhältnissen bei Anneliden überein.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß auf Grund der Arbeit Torreys an *Thalassema* für *Echiurus* das gleiche Schema der ersten Entwicklung bis zur Trochophora angenommen werden darf, und daß sich damit die beiden mesodermalen Bestandteile der *Echiurus*-Larve, das Mesenchym als Ektomesoderm, das Streifen- oder Cölomesoderm als Entomesoderm charakterisieren lassen. Damit stellen sich die Verhältnisse bei *Echiurus* in Parallele zu den Anneliden. Dies ist von theoretischer Bedeutung, denn wir werden sehen, daß bei der Weiterentwicklung der beiden Mesodermteile gegenüber den Anneliden tiefer greifende Unterschiede bestehen. Diese Weiterentwicklung wird in den folgenden Abschnitten behandelt.

1. Die Bildungen des Mesenchyms.

Das Mesenchym bildet in den jüngsten *Echiurus*-Larven außer den freien Mesenchymzellen auch schon eine ansehnliche Larvenmuskulatur. Wir haben eben auseinandergesetzt, daß diese nach Torrey bei *Thalassema* ektomesodermalen Ursprungs ist. Für eine gleiche Entstehung liefert auch die Untersuchung unserer Larven Argumente, die sich wie folgt zusammenfassen lassen:

Daß die Mesenchymzellen Muskelfibrillen liefern können, zeigen meine, wie auch Hatscheks Figuren einwandfrei. Sie bilden Fortsätze und diese haben fibrillären Charakter. Man vergleiche meine Fig. 32. Als Ursprungsmaterial kommt nur das Ektoderm oder das Mesenchym in Betracht. Das sekundäre Mesoderm kommt nicht in Frage, denn die Mesodermstreifen sind noch kaum entwickelt und in keiner Hinsicht weiter differenziert. Eine Entstehung der Muskeln, die das Larveninnere durchziehen, aus dem Larvenektoderm im eigentlichen Sinne ist jedoch kaum denkbar, während die Entstehung aus dem Mesenchym, welches schon von Anfang an im Larveninneren zerstreut ist, durchaus plausibel erscheint.

Die Larve besitzt Längsmuskeln, Ringmuskeln, eine besondere Ösophagealmuskulatur und fibrilläre freie Mesenchymzellen, aus deren größerer Anzahl etwas später eine vierte typische Mesenchymbildung, die Mesenchymmembran, hervorgeht. Meine Darstellung der Topographie der Muskulatur weicht von derjenigen Hatscheks in einigen Punkten ab und stimmt zum

größeren Teil mit derjenigen SALENSKYS (1904) überein. Ich unterscheide mit diesem Autor (1904, S. 68): »1) ein Paar episphäraler Längsmuskeln; 2) ein Paar hyposphäraler Längsmuskeln; 3) einen protrochalen Ringmuskel und 4) circumanale Ringmuskeln.«

a) Die Längsmuskeln der Larve.

Als Längsachse der Larve bezeichnen wir die Achse Scheitelplatte — After. Wie im topographischen Abschnitt schon berichtet wurde, und wie unsere Fig. 31 lehrt, besitzt die Larve zwei Paar Längsmuskeln, die oben genannten beiden episphäralen oder vorderen und die beiden hyposphäralen oder hinteren. Die Muskeln des vorderen Paares ziehen, wie Fig. 31 und auch 32 zeigt, von der Scheitelplatte an den hinteren Teil des Ösophagus und setzen an seine Seitenwände dort an, wo er gegen den Mitteldarm hin umbiegt. Sie ziehen dann — vgl. Fig. 31, welche diese Verhältnisse allerdings nicht sonderlich deutlich reproduziert — an der Seite des Ösophagus ein Stück entlang und enden mit einem Hauptast an der Ösophaguswand selbst, während ein feinerer Ast abzweigt, bis zum After weiterläuft und sich dort in der Nähe der Mesodermstreifen an die Leibeswand anheftet.

Die Muskeln des zweiten stärkeren, hyposphäralen oder hinteren Paares gehen (Fig. 31) von den Winkeln des Maules ab und ziehen bis zum After. Sie laufen dort zwischen den Mesodermstreifen und der Bauchwand aus.

Fig. 31 und 32 beziehen sich auf Neapler Material. Fig. 33 dagegen gibt die Muskulatur einer etwas älteren Messinenser Larve und zwar, damit sie gleichzeitig auch als Ergänzung für die Neapler Figuren diene, nicht in Seiten-, sondern in Polansicht von oben. Die Verhältnisse sind dieselben wie in Fig. 32: ein Paar schwächerer Muskeln in der Episphäre, ein Paar stärkerer, hier nicht eingezeichneter Muskeln in der Hyposphäre. Es ist ganz klar, was ich gegenüber HATSCHEK und im Einklang mit SALENSKY (1904) hervorheben möchte, daß dieses Muskelpaar, von dem dünnen Seitenast abgesehen, am Ösophagus endet. In Fig. 34 ist endlich eine Ansicht vom analen Pol aus gezeichnet (Neapler Larve). Sie zeigt uns noch etwas mehr als Fig. 31: einerseits sehr deutlich das anale Ende der beiden ventralen Muskeln in der Nähe des Afters, andererseits die Beziehungen zu den Muskeln des Trochus. Die hyposphäralen Längsmuskeln gehen in das trochale Muskelbündel über.

Sehen wir uns an Hand dieser Befunde die Angaben SALENSKYS und HATSCHEKS an. HATSCHEK findet (1880, S. 4) »jene Muskeln wieder, die wir an der Trochophora von Polygordius kennen lernten«, nämlich (vergleiche seine Fig. 8) ein ventrales und ein dorsales Paar von Längsmuskeln und außerdem ein Paar ösophagealer Muskeln (vgl. S. 8 und Fig. 12). Die ventralen Längsmuskeln sollen sich in der Mundregion an die Leibeswand anheften, wodurch jeder »in zwei Abschnitte, einen präoralen und einen postoralen, zerfällt« (1880, S. 4). Das dorsale Paar soll nicht typisch ausgebildet sein, sondern »sich in seiner Beschaffenheit mehr der verästelten Bindegewebszelle« nähern (1880, S. 4).

Der Kritik, die SALENSKY (1904) an dieser Beschreibung geübt hat, kann ich völlig

beistimmen. Es gibt nach SALENSKYS Angaben und, wie wir selbst bestätigt haben, »zwei Paare ventraler Längsmuskeln: ein episphäraler und ein hyposphäraler, vorhanden, welche vollkommen selbständig verlaufen und unabhängig voneinander sich befestigen« (S. 68, l. c.). Nur die Seitenäste der Muskeln des vorderen Paares sind von SALENSKY übersehen worden. Sonst sind keine das Blastocöl durchziehenden Längsmuskeln vorhanden. Wie SALENSKY (ib.) muß auch ich »die Anwesenheit besonderer ösophagealer und dorsaler Längsmuskeln in Abrede stellen«.

Fassen wir zusammen, so besitzt die *Echiurus*-Larve folgende typisch differenzierte Längsmuskeln: 1. Ein episphärales oder vorderes Paar, welches von der Scheitelplatte aus an den Ösophagus und von dort bis in die Mundgegend zieht, wo es sich an der dorsalen Wand des Mundes ansetzt. Jeder dieser zwei Muskeln gibt einen feinen Ast ab, der weiter bis an den After läuft. 2. Ein hyposphärales Paar, welches von den Maulwinkeln, wo es aus den Ringmuskelbündeln entspringt, bis an den After läuft.

b) Die Ringmuskulatur der Larve.

Unter dem präoralen Wimperkranz laufen als starke Muskelbündel die Trochalmuskeln (*trm*) hin. Die Querschnitte durch die einzelnen Fibrillen dieses präoralen Trochalmuskelringes sieht man in Fig. 32 und 37, seinen Verlauf in Fig. 31, einen Sektor auch in Fig. 34. Ein postoraler Muskelring (mesotrochaler Ringmuskel nach SALENSKY, 1904, S. 72) wird später ausgebildet. In den vorliegenden Larven fehlt er noch, wie ja auch ein postoraler Wimperkranz noch nicht vorhanden ist.

Ein zweiter starker Muskelring umfaßt als Sphincter den Enddarm. Ich verweise auf Fig. 32 und 37, welche seine Querschnitte (*arm*) sehr klar zeigen. Neben diesen beiden Ringen gibt es an beiden Sphären noch einzelne Muskelfibrillen, welche ebenfalls einen ringförmigen, dem Trochus parallelen Verlauf haben. Ob sie tatsächlich geschlossene Ringmuskeln sind, bleibe dahingestellt. Man vergleiche für diese Muskeln HATSCHEK (1880, S. 5 und 8) und vor allem SALENSKY (1904, S. 72), wo außerdem auch noch radiale Muskelfasern beschrieben sind, »welche von der Analöffnung aus nach der Peripherie radialwärts sich ausbreiten« (l. c., S. 74).

c) Die Muskulatur des Ösophagus.

Der Ösophagus ist schon im jüngsten Stadium mit einer ziemlich reichen circulären Muskulatur versehen. Sie ist deutlich, aber keineswegs ausschließlich, um den Mund selbst als eine Art Sphincter entwickelt. Am Ösophagusrohr selbst ist sie an der unteren Seite stärker als an der Oberseite. Als Belege für das Gesagte mögen wieder die beiden Sagittalschnitte (Fig. 32 und 37*) und außerdem der Querschnitt (Fig. 47) dienen. Wir finden sie

*) In den Präparaten sind sie als Querschnitte, vermöge der Färbung mit Lichtgrün, sehr leicht zu erkennen. In den Figuren sind sie mit den Kernen von Mesenchymzellen (granuliert) leicht zu verwechseln.

in Fig. 32 als kleinere, in Fig. 37 als schon größere, sehr deutliche Querschnitte (*oerm*). Noch kräftiger sind sie in Fig. 47. Wir sehen dort an der Ventralseite zwei starke Muskelstränge verlaufen.

Eine Längsmuskulatur scheint am Ösophagus nur in geringem Maße vorhanden zu sein. Man erkennt an optischen Querschnitten, wie Fig. 33, einzelne Muskelquerschnitte, die wohl Längsmuskeln angehören müssen.

Ich füge hinzu, daß dieser Muskelbelag schon bei SALENSKY (1904, S. 75) (vergleiche dagegen auch die Darstellung HATSCHEKS, l. c.) beschrieben wurde. Meine Beobachtungen bestätigen diejenigen SALENSKYS. Endlich sind noch eine Anzahl fibrillärer Mesenchymzellen zu erwähnen, die den Ösophagus mit der äußeren Wandung verbinden. Man vergleiche CONN (1884, S. 389, *Thalassema*), HATSCHEK (1880, S. 5), SALENSKY (1904) und meine Fig. 32 und besonders 37.

d) Die Mesenchymzellen.

Neben diesen besonderen Muskelbildungen des Mesenchyms finden wir im Blastocöl zahlreich zerstreut die (S. 76) schon erwähnten Mesenchymzellen. Die Mehrzahl von ihnen bildet der Wandung des Körpers entlang einen unregelmäßigen Belag, wie er auch bei *Thalassema* von CONN (1884, S. 389) erwähnt ist. Andere Mesenchymzellen verlaufen quer durch das Blastocöl und entwickeln feine fibrilläre Fortsätze (Fig. 32 *myz*). Die Mesenchymzellen schlagen jedoch in der Folge eine verschiedene Entwicklung ein. Ein Teil, vornehmlich der eben genannte Belag an der ektodermalen Wandung, bildet eine zusammenhängende Membran, die von SALENSKY (1904) als Mesodermmembran oder Mesenchymmembran, von HATSCHEK (1880) als Mesodermmembran bezeichnet wird, und für die wir, ihrer Herkunft gemäß, den Namen Mesenchymmembran verwenden wollen. Andere Mesenchymzellen bleiben frei und treten höchstens durch fibrilläre Fortsätze mit dem Ektoderm, der Darmwand oder der Mesenchymmembran in Verbindung. Ich verweise auf die genauere Schilderung SALENSKYS (1904, S. 67). — Die Entwicklung und Topographie der Mesenchymmembran kann ich mit HATSCHEKS Worten charakterisieren. Die zerstreuten Mesenchymzellen, berichtet er, »sind zuerst nur durch zahlreiche Ausläufer miteinander verbunden; doch allmählich gestalten diese sich zu einer vollkommenen Membran, die sich immer mehr von der äußeren Haut abhebt und an dieselbe nur noch durch zahlreiche ... Fäden befestigt ist. Diese Membran bildet einen inneren Sack, der die Gestalt der äußeren Haut wiederholt; derselbe ist nur durch den Ösophagus und Hinterdarm unterbrochen und legt sich hier an die äußere Haut an, außerdem aber noch an jenen Stellen, wo die Mesodermstreifen des Rumpfes dem Ektoderm anliegen« (1880, S. 8). Zu dieser Umwandlung liefert meine Larve von Fig. 31 einen Beleg. Es liegen dort die Mesenchymzellen (*mym*), auch wenn eine wirkliche Mesenchymmembran entsprechend dem frühen Stadium noch nicht überall gebildet zu sein scheint, in einer bestimmten Fläche angeordnet und in bestimmten Abstand von der Epidermis. In Fig. 37 ist die Membran (*mym*) deutlich entwickelt, mit Ausnahme des vom Mund zur Scheitelplatte sich erstreckenden Stückes, wo die Mesenchymzellen noch

immer unregelmäßig liegen. Dagegen ist sie sehr deutlich an der dorsalen Hälfte beider Sphären und an der Ventralseite zwischen Mund und After. Es hat übrigens bereits 1876 SALENSKY diese Mesenchymmembran, wenn auch nicht in ihrem Charakter erkannt, so doch in seiner Fig. 1 abgebildet. Die Membran wird in späteren Stadien noch deutlicher. Ich weise schon hier auf meine Fig. 65 hin, eine ältere Larve, wo die Membran die Höhe ihrer Entwicklung erreicht hat. Sie bestätigt, ohne Neues hinzuzufügen, die Angaben und Figuren HATSCHEKS. Wir sehen die Membran nur in der Mund- und Aftergegend an die Körperwand herantreten. In der Mundgegend geht sie in den Ösophagus über und zwar in den oben beschriebenen Belag von Mesenchymzellen. Außerdem schließt die Membran, wie ebenfalls an den beiden Figuren zu sehen ist, im Anal-Bereich (der Mesodermstreifen) an die Epidermis an.

SALENSKY hat 1904 von der Mesenchymmembran eine eingehende, allerdings etwas unklare Darstellung gegeben, mit der weder HATSCHEKS Angaben, noch meine Beobachtungen in Einklang zu bringen sind. Er unterscheidet ein inneres und ein äußeres Blatt. Das äußere entspricht, soviel ich verstehe, der Mesenchymmembran nach der HATSCHEKschen und meiner Beschreibung. »Die Mesodermmembran« (= Mesenchymmembran), sagt er, ist »der Länge nach gespalten und ihre innere Lamelle geht auf die Oberfläche des Darmkanals über« (S. 64) und liegt seiner Wandung »dicht an« (S. 65). SALENSKY gibt nun aber selbst zu (ib.), daß »das Aufliegen ... auf der Oberfläche des Mitteldarms ... jedenfalls keine konstante Erscheinung« sei. Ferner spiele »die Anfüllung der Blastocöls durch die Leibesflüssigkeit eine hervorragende Rolle«. Ist die Flüssigkeit »in den zwischen den beiden Blättern der Mesenchymmembran enthaltenen Raum hineingedrungen, so scheidet dieselbe die beiden Blätter voneinander ab. Ist das nicht der Fall, so tritt die Mesenchymmembran in Form einer einfachen Membran auf, in welcher ihre beiden Blätter so fest zusammengeklebt erscheinen, daß sie nicht mehr als gesonderte Blätter zu unterscheiden sind« (S. 64). Auch sollen die beiden Blätter nur auf der Bauchseite der Larve in der zitierten Weise auseinandertreten. »In der Rückenseite ... geht das innere Blatt dem äußeren parallel« (1904, S. 65). Das heißt, wenn ich recht verstehe, daß dort nur eine, aber doppelschichtige Membran vorhanden sei. Auch das innere Blatt soll noch weiter einer sekundären Spaltung unterliegen. Ich gehe darauf nicht ein.

Gegenüber dieser Darstellung ist zu betonen: 1. Es gibt auf der ventralen Seite nicht zwei auseinanderweichende Membranschichten. 2. Der Mitteldarm trägt keinen mesenchymatischen Überzug. 3. Der dorsale Teil der Mesenchymlamelle ist nicht doppelschichtig. Er ist einschichtig wie alle übrigen Lamellenteile. — Der Mesenchymbelag des Ösophagus ist schon vor Bildung der Mesenchymmembran vorhanden.

Die Bilder der SALENSKYschen Arbeit (Fig. 32—32 B, Fig. 59) sind meines Erachtens nicht genügend, um diejenigen HATSCHEKS und die von mir gegebenen zu widerlegen. Wenn die Membran nicht quer, sondern schief zu ihrer Fläche getroffen wird, kann wohl der Eindruck einer Doppelwandigkeit erweckt werden. Doch ist dieses Verhalten nur scheinbar. Auf eine weitere Fehlerquelle werden wir weiter unten (II. Entw.periode. C. 2.) noch hinweisen.

2. Die Entwicklung des sekundären Mesoderms (Mesodermstreifen).

Das sekundäre, d. h. das eigentliche Mesoderm ist in den jüngsten Larven noch sehr wenig weit entwickelt. Es besteht aus den von HATSCHEK zuerst aufgefundenen Mesodermstreifen, deren erste Anlagen als zwei kleine Zellenreihen an der Innenseite der beiden Längsmuskeln, nahe dem After, erkennbar sind (vergleiche seine Fig. 8 und meine Fig. 31 und 35, *mstr*). Im Verlauf der weiteren Entwicklung wachsen diese Streifen mächtig heran und liefern einen großen Teil der späteren Wurmanlage. Es ist darnach einleuchtend, wie wesentlich die Frage ihrer Herkunft und Ausbildung sein muß, dies um so mehr, als nach HATSCHEK an den Mesodermstreifen eine Segmentierung auftritt und diese den Hauptgrund bildet für die Verwandtschaft der *Echiuriden* mit den *Anneliden*, wo bekanntlich eine charakteristische Segmentierung des Mesoderms und der Leibeshöhle beobachtet wird.

Die Herkunft und die Entwicklung der Mesodermstreifen hat jedoch zwei gegensätzliche Darstellungen durch HATSCHEK und SALENSKY erfahren. Es bestand somit hier die Aufgabe einer genauen Nachprüfung.

a) Herkunft der Mesodermstreifen.

Von einer wirklichen Klarlegung der Herkunft kann nicht die Rede sein, weil, wie schon mehrmals erwähnt, die jüngsten im Auftrieb gefundenen *Echiurus*-Larven immer schon das Trochophorastadium erreicht haben, weil wir also die Mesodermentwicklung nicht bis in die Furchung zurückverfolgen können. Auch Larven, welche jederseits erst eine Urgeschlechtszelle besaßen, oder noch jüngere Stadien standen weder HATSCHEK noch mir zur Verfügung. Es handelt sich für uns also lediglich um Zurückführung der Mesodermstreifen auf die in den jüngsten Larven vorhandenen Anlagen. Wie wir oben (S. 76) dargelegt haben, füllen die Arbeiten von TORREY (1902, 1903) die hier bestehende Lücke in der ersten Entwicklung des Mesoderms aus.

α) Kontroverse zwischen HATSCHEK (1880) und SALENSKY (1904).

HATSCHEK gibt folgende Charakteristik der Mesodermanlagen des jüngsten Larvenstadiums: »Sie beginnen mit den zwei großen ovalen Polzellen, die dicht vor dem After, einander in der Medianlinie berührend, liegen. . . . An diese Polzellen schließen sich nach vorne zu jederseits erst in einfacher Reihe, nur ganz vorne in zwei Reihen die wenigen Zellen, welche die Mesodermstreifen zusammensetzen« (1880, S. 4). Man vergleiche dazu in seiner Arbeit Fig. 9, die Abbildung dieses jüngsten Stadiums, eines Detailbildes seiner Fig. 8.

Dem gegenüber versucht SALENSKY in seiner großen Abhandlung (1904) nachzuweisen: »1) daß die sogenannten ‚Polzellen von Mesoderm‘ oder die Urmesoblasten bei den *Echiurus*-Larven gar nicht vorhanden sind; 2) daß die Zellen, welche er [HATSCHEK] für die Urmesoblasten angenommen hat, eigentlich Drüsenzellen darstellen, welche mit der Bildung der Meso-

dermstreifen gar nichts zu tun haben« und »3) daß die Mesodermstreifen bei den jüngsten Larven noch in einer kontinuierlichen Verbindung mit dem Darmkanal stehen« (S. 76). Nach SALENSKY sollen die Mesodermstreifen in Form von Säcken (»Cölomsäcke«) als Divertikel am hinteren Ende des Mitteldarms entstehen, »in Form einer regelmäßigen epithelialen Zellenlage«. Ihre Zellen seien »teilweise zylindrisch, teilweise kubisch, je nachdem die Wand der Ausstülpung mehr oder weniger verdickt erscheint« (1904, S. 53).

β) Eigene Beobachtungen.

Meine eigene Untersuchung hat, was die Ausbildung besonderer Polzellen anbetrifft, gegen HATSCHEK, und was die Entwicklung der Cölomsäcke vom Darm aus anbelangt, gegen SALENSKY entschieden.

1. Die Polzellen.

Ich habe konserviertes Neapler Material von allen Stadien untersucht. Man müßte nicht nur, was vielleicht schwerer wahrnehmbar wäre, eine besonders größe Zelle, sondern auch, was auf alle Fälle an gefärbten Präparaten sicher zu sehen wäre, einen besonders großen Kern am Hinterende des Streifens finden. Das wäre wenigstens nach HATSCHEKS Bildern zu erwarten, wo der Kern der Polzelle so groß oder größer als die ganzen Zellen des übrigen Streifens sind. (Man vergleiche seine Fig. 19, 20, 22 u. a.) Meine Präparate aber haben stets das Gegenteil gezeigt. Es ist in Fig. 35 der Mesodermstreifen (*mstr*) aus einem Totalpräparat von einer sehr jungen Larve abgebildet. Man findet in ihm wohl größere und kleinere Kerne; sie sind aber regellos in Streifen gelagert. Niemals liegt ein besonders großer Kern oder eine besonders große Zelle am Streifenende. Ich habe auch eine größere Zahl von Larven im Leben untersucht, immer mit gleichem negativen Erfolg. Endlich konnte ich auch Larven von Messina untersuchen; es waren ältere Stadien, wie sie HATSCHEK in seinen Fig. 23 und 24 ebenfalls mit großen Polzellen zeichnet. Diese fehlen auch dort. Darnach ist sicher, daß sie überhaupt nicht existieren*).

2. Die Cölomsäcke SALENSKYS.

Diese Frage ist von größerem Wert, denn es wäre von prinzipieller Bedeutung, wenn die Mesodermstreifen als Divertikel vom entodermalen Darm aus entstünden. Die schon erwähnte Fig. 35 ist auch hierfür entscheidend. Sie spricht völlig klar gegen SALENSKY. Man sieht das anale Ende des Mesodermstreifens (*mstr*) in so deutlichem Abstand von der Darmwandung (*rkw*), daß unmöglich eine Beziehung zwischen beiden Organen bestehen kann. Zudem sind solche Stadien durchaus nichts Seltenes. Wir treffen beispielsweise genau dieselbe räumliche Trennung des hinteren Streifenendes vom Darm in der Schnittserie, der Fig. 32 angehört. Da diese Figur aber einen medianen Schnitt wiedergibt, die Streifen jedoch zu beiden

*) Auch bei *Thalassema* sind nach TORREY (1903, S. 203, 222) Polzellen nicht vorhanden.

Seiten der Mediane liegen, sind sie in Fig. 32 selbst naturgemäß nicht zu sehen. Man kann auch nicht einwenden, daß Salensky jüngere Stadien untersuchte, wo der Zusammenhang zwischen Mesodermstreifen und Darm noch bestand, während er in meinen Stadien und ebenso in denjenigen Hatscheks schon aufgegeben war, denn es ist leicht zu zeigen, daß z. B. die Larve der nach Salensky beweisenden Fig. 58—58E seiner Arbeit nur älter und nicht jünger sein kann als die hier abgebildeten, denn in der von Salensky gegebenen Abbildung ist ein Streifen vorhanden, dessen Zellenzahl diejenigen meiner Stücke wesentlich übertrifft. Es ist übrigens zu bemerken, daß Salenskys Figuren auch an sich für den Zusammenhang der Divertikel und des Darmes keineswegs immer einwandfrei beweisend sind (z. B. Fig. 58D—58F).

Man kann sich nach manchen von Salensky veröffentlichten Bildern ungefähr eine Vorstellung machen, wie der Autor zu dem Irrtum gekommen ist. Was er als Divertikel beschreibt, dürften Teile der Wimperrinne der Rektalkammer sein. Salenskys Bilder zeigen teilweise den für diese charakteristischen Wimperbesatz — so Fig. 32B, 62 und 62A. Auch die oben zitierte Beschreibung der Divertikelwände als Lagen regelmäßiger epithelialer Zellen trifft für die Wandung dieser Rinne zu. — Eine andere Erklärung wäre die Deutung der Divertikel als junge Anlagen der Analblasen. Vor allem Salenskys Fig. 58 und 63 zeigt mit solchen Anlagen große Ähnlichkeit. Nur liegt die Schwierigkeit hier vor, daß die Analblasen erst bei älteren Larven angelegt werden. Durch meine Beobachtungen ist, wenn sie auch die Unrichtigkeit der Darstellung Salenskys zeigen, naturgemäß nicht der Beweis geliefert, daß die Urmesodermzellen nicht vom Entoderm abstammen. Vielmehr ist dies, wie oben (S. 75) erörtert wurde, durchaus wahrscheinlich und steht auch mit den Angaben Hatscheks keineswegs in Widerspruch. Die hier gegebenen Resultate zeigen nur so viel, daß die Ableitung der Mesodermstreifen als Divertikel des Darmes im Sinne der bekannten Cölomtheorie der Brüder Hertwig (1881) unhaltbar ist.

b) Die weitere Entwicklung der Mesodermstreifen.

Wir haben im eben beendeten Kapitel die Herkunft der Mesodermstreifen kennen gelernt. Daran hat sich jetzt die Darstellung der Entwicklung dieser Streifen zu schließen. Es ist dies ein für die ganze Auffassung der Mesodermentwicklung bei *Echiurus* wichtiges Kapitel. Unsere Kenntnis geht in dieser Frage auf Hatscheks Beobachtungen an der im Plankton von Messina vorkommenden Larve zurück. Nach seiner Darstellung werden die Mesodermstreifen in einzelne Pakete zerlegt, in denen Höhlungen entstehen. Es bilden sich auf diese Weise an der Bauchseite eine bestimmte Anzahl von segmental angeordneten Mesodermsäcken aus. Diese wachsen der Leibeswand entlang in dorsaler Richtung, um den Darm herum und treffen schließlich, jeweils die entsprechenden Säcke beider Streifen, in der dorsalen Mediane zusammen. Nach Hatschek sind diese Säcke als Mesodermsegmente und die in ihnen eingeschlossenen Höhlungen als Cölomsegmente zu bezeichnen. Wenn auch die Segmentierung später wieder verschwindet, so ist doch das Resultat der Hatschekschen Dar-

stellung dieses: der mesodermale Rumpf des *Echiurus* zeigt während seiner Entwicklung eine typische Ursegmentbildung und umschließt ein segmentiertes Cölom wie es bei den *Anneliden* zu finden ist.

Da meine Resultate zu denjenigen HATSCHEKS in starkem Widerspruch stehen, mögen hier einige Erläuterungen über das Material meiner Untersuchung angefügt sein. Meine Beobachtungen erstrecken sich sowohl auf die Messinenser, als auch auf die Neapler Larve. Mit Neapler Material habe ich sehr eingehend gearbeitet und habe hier zuerst die von HATSCHEK abweichenden Resultate bekommen. Die Beobachtungen in Messina dienten lediglich der Frage, ob die Neapler Resultate auch für Messina gelten, oder ob, da HATSCHEK in Messina arbeitete, der Gegensatz der HATSCHEKschen und meiner Beobachtungen auf der Untersuchung verschiedener Formen beruhen kann. Es wird sich zeigen, daß dies nicht zutrifft. Die Larven beider Orte haben die gleiche Entwicklung.

α) Eigene Beobachtungen an der *Echiurus*-Larve von Neapel.

In Fig. 48 ist ein Stadium der Mesodermstreifenentwicklung gezeichnet, das an dasjenige der jüngeren Larven, welche oben besprochen wurden (Fig. 31, 34 und 35), anschließt. Das Bild der Fig. 48 bezieht sich (vgl. oben S. 62) auf ein von der Bauchseite gesehenes Totalpräparat, und zwar ist nur der ventral-anale Teil der Hyposphäre gezeichnet. Auf der linken Seite ist das Ektoderm angegeben und nur in der Umrißlinie der darunter liegende Mesodermstreif; auf der rechten Seite dagegen ist das Ektoderm weggelassen und der Mesodermstreifen ausgezeichnet. Es ist allerdings, da sowohl das Ektoderm als das Mesoderm in den meisten hier in Betracht kommenden Teilen mehrschichtig ist, unmöglich gewesen, alle Kerne wiederzugeben. Dagegen dürfte der Eindruck, den das Präparat beim Studium macht, annähernd genau getroffen sein. Was an Kernen gezeichnet ist, entspricht natürlich genau den wirklichen Verhältnissen. Die tieferen Kernlagen aber wurden nur durch Tönung und schematische Einzeichnung schwacher Kernumrisse angegeben. — Die ventralen Längsmuskeln (*hlm*) sind auf beiden Seiten nur im Umriß angegeben.

Die Streifen selbst sind mehrschichtig und annähernd kompakt; sie weichen am vorderen Ende auseinander. Zwischen ihnen läuft außen an der Larvenwand, jedoch sich etwas einsenkend, die Bauchrinne (*br*) durch. Segmentweise Anordnung der Zellen ist in den Streifen (siehe denjenigen der Bildhälfte rechts) nicht nachweisbar. Hier und da lassen die Zellen, wie aus der Anordnung der Kerne auf der rechten Bildhälfte zu ersehen ist, Hohlräume zwischen sich frei. Wenigstens gibt es im Innern der Streifen mehrere kernfreie Stellen, einen unter dem Umriß von gl_1, weitere unter gl_3, gl_4 und gl_5 und einen zwischen gl_5 und gl_6. Mit einer Segmentierung haben sie, wie wir sehen werden (S. 90 und 91), nichts zu tun. Sie treten, wenn überhaupt, unregelmäßig auf. Nach vorn geht der mehrschichtige Streifen in eine nur mehr einschichtige Zellplatte über. Noch weiter vorn keilt diese Zellplatte an der Mesenchymmembran, die hier nicht mehr eingezeichnet wurde, aus. (Man vergleiche dafür die Querschnitte,

Fig. 55a, linke Hälfte des Bildes.) Die Grenze zwischen der kernarmen Mesenchymmembran und der kernreicheren Mesodermplatte wird lediglich durch ein Seltenerwerden der Kerne bezeichnet. Sie entspricht im Bilde der punktierten Linie links, dem Rand der gezeichneten Platte von Kernen rechts.

Über die gleichzeitige Entwicklung des Ektoderms haben wir schon weiter oben (S. 63) gehandelt. Es bildet in Reihen gelagerte Zellhäufchen, die Anlagen der Ganglienzellen-Gruppen des Bauchmarks.

Ein Folgestadium zu Fig. 48 ist in Fig. 49 gezeichnet. Auch hier ist rechts das Mesoderm im einzelnen, links das Ektoderm mit den Anlagen des Bauchmarks angegeben. Ein prinzipieller Fortschritt gegenüber dem Präparat Fig. 48 ist nicht gemacht. Nur die Dimensionen sind größer, die Streifen im Verhältnis zu ihrer Breite länger und viel kernreicher. Die Vergrößerung ist in beiden Fällen beinahe die gleiche.

Ein weiteres und für die Segmentierung des Mesoderms besonders wichtiges Präparat ist in Fig. 50 reproduziert. Es stellt die Mesodermanlage der linken Hälfte eines der Fig. 48 und 49 ähnlichen, nur etwas weiter entwickelten Totalpräparates dar. Das Ektoderm wurde bis auf einige Nervenanlagen (*gl*) weggelassen. Die Vergrößerung ist etwas stärker, 863/1, statt wie bei Figur 49 627/1. Auf gleiche Vergrößerung umgerechnet, ist die Länge der Streifen in den Präparaten 49 und 50 ungefähr die gleiche. Fig. 50 läßt jedoch eine wesentlich neue Differenzierung erkennen: die Verbreiterung des Streifens (*mstr*) am Vorderrand (vgl. Fig. 49) hat sich zipfelförmig nach der Seite ausgezogen. Wir haben jetzt ein sehr charakteristisches Bild, einen mehrschichtigen Streifen, der sich nach vorn und der Seite in einen Zipfel verbreitert, den wir von nun an als »Mesodermzipfel« (*mzpf*) bezeichnen werden. Den Ausdruck Mesodermstreifen beschränken wir in diesem Fall auf den dem After zunächst gelegenen Teil, der noch die ursprüngliche Form bewahrt hat. Der Zipfel besteht größtenteils aus etwa zwei Zellenlagen. Nur der Streifen selbst und seine Fortsetzung dem Längsmuskel entlang ist mehrschichtig. Wir werden diesen mehrschichtigen Teil, von dem wir noch mehrmals reden müssen, als »Rippe« bezeichnen.

Die Kerne der verschiedenen Kernenlagen sind in der Zeichnung wieder durch ihre Tönung unterschieden. Die getönten liegen über den weißen, in denen nur das Chromatin eingezeichnet ist. Es sei bemerkt, daß das Chromatin nur summarisch angegeben ist, der Umriß und die Lage aller Kerne aber mit der Camera genau gezeichnet wurde. Von einzelnen Vergessenen abgesehen, sind also im Bereich des Zipfels sämtliche Kerne der Mesodermanlage eingetragen. Im Streifen selbst war dies, da sie dort zu dicht übereinander liegen, nicht möglich.

Wir müssen die einzelnen Zellenlagen des Zipfels näher betrachten. Wie aus der Zeichnung zu ersehen ist, breitet sich die obere Zellenlage des Zipfels kontinuierlich nach vorn und nach der Seite aus. Sie wird am Rand allmählich kernärmer und geht schließlich in die Mesenchymmembran (*mym*) über. Die Grenze zwischen beiden, nach dem Gesagten wie in Fig. 48 und 49 etwas unsicher, liegt ungefähr dort, wo die Zeichnung seitlich und vorn aufhört. — Anders verhält sich die tiefere Zellenlage des Zipfels. Sie hört schon weiter innen auf und endet

mit einer etwas in die Tiefe gehenden Kante, die in der Figur mit *sppl* bezeichnet wurde. Von dieser Kante aus bildet sich, wie wir an der Hand der folgenden Figuren sehen werden, die Splanchnopleura, während die obere Zellenlage als Somatopleura (*sopl*) anzusehen ist.

Als wesentliches Resultat gegenüber der von Hatschek gefundenen Segmentierung ist an der ganzen Mesodermanlage festzustellen, daß nirgends im Bereich des Mesodermzipfels Andeutungen einer Segmentierung zu beobachten sind. Solche müßten nicht nur an der Lagerung der Zellen, sondern auch an der Lagerung der gut sichtbaren Zellkerne nachzuweisen sein. Aber weder in den oberen, noch den tieferen Lagen des Zipfels, noch im Bereich des Streifens ist eine bestimmte Anordnung der Kerne und damit der Zellen zu sehen.

Dagegen tritt auch in diesem Präparat die segmentale Anordnung der Bauchmarkanlagen sehr deutlich hervor. Es sind, um dies zu zeigen, in der oberen Ecke der Figur Teile von drei Ganglienzell-Paketen gegeben. Auf eine weitere Abbildung des Ektoderms wurde verzichtet, weil dadurch das Mesoderm verdeckt worden wäre. Beiläufig sei darauf hingewiesen, daß die Größe der Ektodermkerne, von den großen Ganglienzellkernen abgesehen, geringer ist, als diejenige der Mesodermkerne, was mitunter ein willkommenes Unterscheidungsmittel liefert, wenn das Ektoderm und Mesoderm einander dicht aufliegen und nicht einen gewissen Abstand voneinander halten, wie es in den hier vorliegenden, und deshalb leicht analysierbaren Präparaten der Fall ist.

Ein weiteres Stadium ist in Fig. 51 (Taf. VI) und 51a (Taf. VII) abgebildet. Die Zipfel sind nun so weit nach der Dorsalseite hin vorgewachsen, daß ihre Enden nur noch durch eine kurze mesodermlose Strecke von einander getrennt sind. Sie bilden einen unter der ektodermalen Larvenwand sich hinziehenden Zellen-Belag. Die angewendete Vergrößerung erlaubte eine Eintragung der einzelnen Kerne nicht mehr. Deshalb wurden die verschiedenen Organanlagen nur in Tönen oder nur mit Umrissen gezeichnet: getönt sind die Differenzierungen des Ektoderms, also in erster Linie die Ganglienanlagen (*gl*) des Bauchmarks, ferner die Anlagen der Borstensäcke (*bs*) und endlich auch der Afterbereich (*a*). Das Mesoderm jedoch ist nur im Umriß angegeben, und zwar sind die Umrisse der Kerne des Mesodermrandes eingetragen. Es liegt natürlich dieser Rand, wie sich nach allem Bisherigen von selbst versteht, in einem tieferen Horizont als das Ektoderm.

Was die Ganglien (*gl*) anbetrifft, so zeigt sie die Figur sehr deutlich als Reihen von Zellpaketen, die meistens, besonders in der mittleren Region, aus zwei Stücken bestehen. Von diesen Paketen gehen nach der Seite hinaus parallele Zellreihen. Dadurch erhält die zu beiden Seiten des Bauchmarks gelegene Ektodermregion ein deutlich, in vielen Larven sogar ein typisch segmentiertes Aussehen. Es ist dabei, des Vergleiches mit den Hatschekschen Bildern wegen, hervorzuheben, daß dieser segmental angeordnete Bereich des Ektoderms keineswegs das ganze Gebiet, vielmehr nur die ventralen Sektoren der Mesodermzipfel bedeckt. Das außerhalb dieser segmentierten Sektoren liegende Ektoderm zeigt, wenigstens an der Ventralseite auch noch einzelne Zellenansammlungen, die jedoch (vgl. Fig. 51) nicht mehr

eine regelmäßige Anordnung in Parallelkreisen zeigen und nicht mehr genau in den Fortsetzungen der von den Ganglien kreisförmig ausgehenden Zellstreifen liegen. Von den Borsten und Borstensäcken (*bs*) wird in einem späteren Abschnitt die Rede sein. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß sie im vordersten Teil der segmentierten Ektodermsektoren außen an den Längsmuskeln (*hlm*) der Larve liegen.

Stellt man nun vom Ektoderm in die Tiefe gehend, mit der Mikrometerschraube einen tieferen Horizont ein, so erscheint das Mesoderm. Wir finden, in der Nähe des Afters beginnend, die beiden Mesodermstreifen, also diejenigen Teile der Mesodermanlage, die nach dem oben Gesagten noch die ursprüngliche Streifenform bewahrt haben. Daran schließen nach vorn und nach der Seite sich ausbreitend die Mesodermzipfel (*mzpf*). Der Übergang vom Streifen in den Zipfel ist kontinuierlich. Verglichen mit Fig. 49 und 50 sind die Streifen jetzt schon relativ klein gegenüber den Zipfeln, die, wie oben erwähnt wurde, und wie aus den Umrissen der Fig. 51 zu ersehen ist, bereits eine bedeutende Fläche der um den After liegenden Zone bedecken.

Der Kardinalpunkt für uns ist, wie in der Einleitung zu diesem Kapitel gesagt wurde, die Frage, ob das Mesoderm eine segmentale Ausbildung besitzt (Hatschek) oder nicht. Es liegt nahe, eine der »Segmentierung« des Ektoderms entsprechende Anordnung auch im Mesoderm zu suchen. In Fig. 51a (Taf. VII) ist, um diese Frage zu entscheiden, der vorderste Bezirk des Mesoderms im Bereich des rechten Ektodermsektors bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Es sind, den Lapsus eines zufälligen vergessenen Kernes vorbehalten, alle Kerne genau in ihrer Lage eingetragen. Eine Segmentierung im Mesoderm müßte sich naturgemäß in der Anordnung der Zellkerne zu gewissen Paketen oder Reihen zeigen. Wir sehen jedoch: die Kerne liegen regellos. Mit Umrissen sind in dieses Bild die ektodermalen Ganglien und die von ihnen ausgehenden »segmentalen« Ausläufer eingezeichnet. Man sieht ganz klar, daß die Anordnung der Mesodermkerne von der ektodermalen Segmentierung nicht beeinflußt ist. Es ließe sich einwenden, diese als Zipfel bezeichnete Mesodermschicht wäre lediglich die Außenschicht des Mesoderms, an die sich nach innen, d. h. nach dem Darm hin die einzelnen Dissepimente anschließen würden. Schon die genaue Untersuchung des zwischen dem Zipfel und dem Darm liegenden Hohlraums lehrt, daß dies nicht der Fall ist: wir finden in diesem Hohlraum keine weiteren Mesodermgebilde.

Das gleiche Resultat ergibt aber außerdem die Betrachtung eines optischen Querschnittes, den uns das gleiche Präparat bietet, wenn wir mit der Einstellung des Mikroskops den Mesodermzipfel rechts nach der Seite hin verfolgen. Wir haben an Hand der Fig. 48 und 49 angegeben, daß sich das Mesoderm an der Mesenchymmembran entlang ausbreite. In unserer Larve ist die ektodermale Wandung samt Mesenchymmembran auf der rechten Seite etwas eingedrückt, weshalb auch der Umriß des Mesoderms in der Übersichtsfigur 51 selbst auf der rechten Seite eine Einbuchtung besitzt. Larvenwand und Mesodermzipfel biegen hier aus der horizontalen Lage scharf ab und laufen ungefähr senkrecht in die Tiefe. Wir bekommen also hier bei tieferer Einstellung des Mikroskops einen optischen Querschnitt durch Ektoderm und

Mesoderm, der sich an die Flächenansicht allmählich anschließt. Auf der rechten Seite der Fig. 51a ist diese optische Queransicht eingezeichnet. Das Ektoderm (Fig. 51a, *ekt*) ist ohne Kerne und Einzelheiten lediglich als schattierter Querschnitt angegeben, das Mesoderm dagegen ist Kern für Kern eingetragen, die gegenüber den höherliegenden Kernen der Flächenansicht in etwas hellerem Tone gehalten sind. Dieser optische Schnitt zeigt uns nun wiederum mit aller Deutlichkeit, was wir schon an der Flächenansicht beobachtet haben, daß auch hier der Mesodermzipfel rein flächenhaft angeordnet ist. Dissepimente nach innen gehen nicht ab. Eine Ausnahme von der flächenhaften Anordnung besteht nur, wie wir noch sehen werden, für die dicht unter den Ganglienanlagen des Bauchmarks gelegenen medianen Randteile der beiden Mesodermzipfel, die nach innen abgebogen werden.

Aus unserer Darstellung hat sich ergeben, daß die Mesodermzipfel sich in diesem Stadium als Zellplatten an der Larvenwand ausdehnen. Es beginnt jedoch ungefähr vom Stadium der Fig. 50 an die weitere Differenzierung der Zellplatte, welche zur Bildung der Somatopleura und der Splanchnopleura führt. Wir haben bereits bei der Besprechung der Fig. 50 gesagt, eine innere Zellenschicht des Zipfels bleibe hinter der äußeren zurück, ende in einer gegen die Körperhöhle einspringenden Kante, und diese Kante (*sppl*) sei die Ausgangslinie für die Splanchnopleura. Diese Entwicklung läßt sich an den Flächenpräparaten nur ungenau verfolgen. Es müssen Schnitte zum Studium verwendet werden, und solche sind in den Figuren 52—55 abgebildet. In Fig. 52a ist ein Schnitt durch die Larvenwand, die Mesodermanlage und die ventrale Darmwand gezeichnet, dessen topographische Lage aus Fig. 50 zu ersehen ist*). Er trifft den Mesodermstreifen parallel zu seinem medianen Rand und läuft senkrecht zur Larvenoberfläche und zur Fläche des Zipfels selbst, dessen Größe annähernd dem in Fig. 50 abgebildeten Zipfeln entspricht. Wir haben weit oben (S. 85) geschrieben, daß der mediane Rand der Mesodermanlage aus mehreren Zellschichten bestehe, daß er also eine Art Rippe darstelle, von dem der Mesodermzipfel ausgeht. Der Schnitt trifft gerade die Übergangsstelle von der Rippe auf den Zipfel selbst. Das Mesoderm besteht hier aus zwei Blättern (*sppl* und *sopl*). Betrachten wir in der gleichen Serie die vorhergehenden durch die Rippe selbst gehenden Schnitte — sie wären in Fig. 50 rechts von dem eingezeichneten gelegen, eine Abbildung habe ich nicht gegeben —, so finden wir die Sonderung des Streifens in die beiden Blätter nicht mehr, vielmehr ist das Bild dort auf der ganzen Länge so wie in Fig. 52a am untersten Ende, wo auch die Sonderung in die beiden Blätter verschwindet. Es ergibt sich daraus, daß die den medianen Rand des Zipfels bildende zuerst kompakte Rippe nach der Seite in zwei auseinanderweichende Blätter übergeht. Diese beiden Blätter sind die Somatopleura (*sopl*), das äußere Blatt, und die Splanchnopleura (*sppl*), das innere oder Darmfaserblatt,

*) Die Orientierung der Larven zum Schneiden in bestimmter Richtung geschah in allen diesen Fällen nach der Methode YATSU (1904) durch Aufkleben der Larven mit Nelkenölcelloidin auf Ulvastückchen. Es muß dabei die Übertragung der Larven aus dem Nelkenöl in das Nelkenölcelloidin mit äußerster Vorsicht, unter Einschaltung mehrerer Übergangsstufen geschehen, weil sonst die Larven schrumpfen, wobei Somatopleura und Splanchnopleura eng aneinander gepreßt werden. Eine Analyse ist in diesem Falle unmöglich.

das jedoch erst in späteren Stadien zum Darm wirklich in Beziehung tritt. Zwischen ihnen liegt, hier aber noch äußerst eng, das Cölom (*coe*).

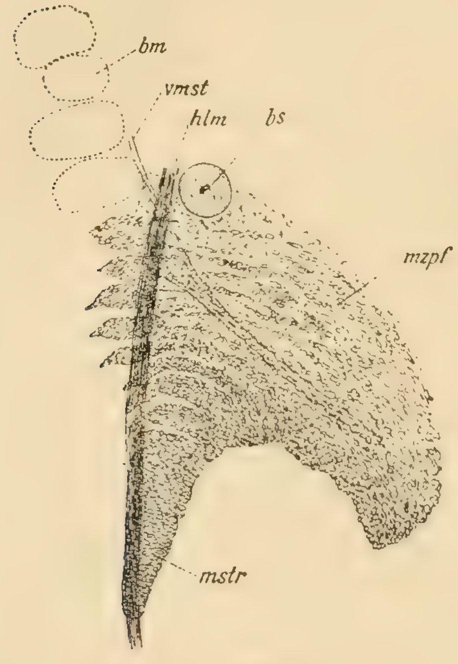
Man könnte nach Fig. 52a annehmen, es werde sich ein normales allseitig vom Mesoderm umschlossenes Cölom entwickeln. Dies ist jedoch nicht der Fall. Schon im nächsten, dem Schnitt der Fig. 52a nach außen folgenden Schnitt der Serie, der in Fig. 52b abgebildet ist (nur das Mesoderm), endigt das innere Blatt, die Splanchnopleura, frei in der primären Leibeshöhle der Larve mit zerschlissenem Rand. Dies bleibt so auch durch alle folgenden das Mesoderm treffenden Schnitte. Eine typische, das Cölom nach innen abschließende Splanchnopleura ist nicht vorhanden. Sie schwindet offenbar schon im Stadium ihrer ersten Entwicklung und es bleiben nur die Ränder übrig. Die Tatsache, daß alle Präparate aus verschieden fixiertem Material in diesem Stadium das gleiche der Fig. 52a und b entsprechende Bild geben, zeigt zugleich auch, daß dieser Schwund normal ist und nicht etwa künstlich durch die Fixierung herbeigeführt wurde.

Ein anderer Schnitt aus einer gleich geführten, also wieder den Mesodermstreifen längs treffenden Serie ist in Fig. 53 gezeichnet. Die Larve ist wenig älter und nicht, wie die vorige, in Pikrinsäure-Formol, sondern in Flemmingschem Gemisch fixiert. Auch hier sehen wir wiederum das Auseinanderweichen der beiden Mesodermblätter (*sopl* und *sppl*) im vorderen, seitlichen Bereich der Mesodermanlage (d. h. im Bereich des Zipfels selbst) und einen noch einheitlichen und nicht gegliederten Bau im hinteren Teil des Mesodermstreifens, gegen den After hin (*mstr*). Der freie Rand der Splanchnopleura ist sehr deutlich. Es ist seine Stellung zur Darmwand (*dw*), die er noch nicht erreicht hat, zu beachten. Als Cölom ist wiederum die zwischen beide Blätter eindringende Bucht (*coe*) zu bezeichnen.

Außerdem ist uns das Präparat in zweierlei Hinsicht von Wert. Es zeigt uns einerseits eine gewisse, regelmäßige Anordnung der Zellen der Somatopleura in Strängen, wodurch zusammen mit der ektodermalen Wandung eine Reihe von Hohlräumen abgegrenzt werden; andererseits zeigen sich vereinzelte Höhlungen im Mesodermstreifen selbst. Beides sind Erscheinungen, denen wir vom Standpunkt der Segmentierungsfrage aus unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen, denn wir müssen fragen: sind nicht, wenn auch Segmente im Hatschekschen Stil gewiß nicht vorhanden sind, doch wenigstens andere, wenn auch geringere Andeutungen einer segmentalen Anordnung der Mesodermzellen wahrzunehmen?

Unser Präparat zeigt, was die gruppenweise Anordnung der Zellen in der Somatopleura anbetrifft, unter einer langen Reihe von Präparaten aus Pikrinsäure-Formol oder Flemmingmaterial denjenigen Zustand, der die am weitesten gehende Zellenanordnung in dieser »segmentalen« Art besitzt. Die einzelnen Stränge, zu denen die Zellen der Somatopleura hier angeordnet sind und die im Schnitt quergetroffen werden, entsprechen in ihrer Lage auch ungefähr den oben besprochenen Strangbildungen im Ektoderm, die von den Gangliengruppen ausgehen. In Textfig. I ist zur Ergänzung die Mesodermanlage (der einen Seite) aus der gleichen Larve in Flächenansicht reproduziert. Ich habe eine Anordnung in dieser oder in einer abgeschwächten segmentalen Form besonders bei Flemmingpräparaten und nur wenig deutlich bei den Pikrinsäure-Formolpräparaten gefunden. Es ist weiter zu bemerken, daß

auch in den genannten Flemmingobjekten nicht die ganze Somatopleura in derartige Stränge aufgeteilt ist. Vielmehr sind diese auf den an die Rippe zunächst seitwärts anschließenden Teil der Zipfel beschränkt*). Die Seitenteile der Zipfel und die vorderen Bereiche (mit den Borstensackanlagen) sind glatt und bleiben es auch in späteren Larvenstadien.



Textfigur I. Neapler *Echiurus*-Larve; linke Mesoderm-Anlage während der Ausbildung der Zipfel, Ansicht von der Fläche. Die Figur zeigt die Ausdehnung und die Deutlichkeit der »segmentalen« Stränge in der Somatopleura. Vergr. 1/480 [Orig. auf 3/4 verkleinert].
bs Borstensack, *bm* Ganglienpakete der Anlage des Bauchmarks, *hlm* hinterer (hyposphäraler) Längsmuskel, *mstr* Mesodermstreifen, *mzpf* Mesodermzipfel, *vmst* Anlage des ventralen Mesenteriums. Sie geht in die Zellenkante an der Innenfläche des Mesodermzipfels über, aus der die Splanchnopleura gebildet wird.

Wir können darnach die Bedeutung dieser Stränge für die Annahme einer segmentalen Anordnung des Mesoderms nur gering anschlagen**). Die Hohlräume, die sie zusammen mit dem Ektoderm abgrenzen (wie in Fig. 53), aber haben keineswegs den Wert segmentaler Abteilungen des Cöloms, da das Cölom ja nicht zwischen Somatopleura und Ektoderm, sondern zwischen Somatopleura und Splanchnopleura zu suchen ist. Trotz alledem aber ist die Möglichkeit vorhanden — und diese wird durch das, was bei Anlaß der Fig. 54 zu sagen ist, in gewissem Grade noch gestärkt —, daß wir diesen Stränge immerhin, auch wenn sie keineswegs immer zu finden sind, als letzte Rudimente einer früheren oder erste Anfänge einer beginnenden Segmentierung des Mesoderms betrachten könnten. Die segmentale Anordnung wäre dabei nur noch in der Somatopleura erhalten geblieben, wenn es sich um Rudimente handelte, oder sie hätte erst in der Somatopleura sich zu entwickeln begonnen, wenn sie als Neubildung anzusehen wäre.

Die zweite Erscheinung in Fig. 53, die möglicherweise als Andeutung einer Segmentierung aufzufassen wäre, sind die in dem analen Ende des Streifens vorkommenden Höhlungen. Eine ist im Streifen zu sehen. Wir können uns über ihre Bedeutung, da wir schon oben (S. 84) auf solche Lücken zwischen den Kernen aufmerksam gemacht haben, kurz fassen. Sie sind, um als segmentale Höhlungen zu gelten, zu unregelmäßig. Sie stehen oft auch mit der als Cölom bezeichneten Bucht zwischen den beiden Mesodermblättern in unregelmäßigem Zusammenhang, so daß wir sie wohl zweifellos als unregelmäßige Spalträume betrachten müssen, die beim Abheben der Splanchnopleura von der Somatopleura entstehen.

In Fig. 54 ist ein weiterer sagittaler Längsschnitt durch eine mit Flemmingschem Ge-

---

*) Die Rippe ist auch nach der Bauchrinne hin nicht immer geradlinig begrenzt, sondern, wie in Textfig. I, in einzelne kurze Zipfel ausgezogen.

**) Das Flemmingsche Gemisch führt nach meiner Erfahrung bei diesem Material immer zu einer gleichmäßigen, geringen Kontraktion der Zellen und der Gewebe. Dies mag die Deutlichkeit der segmentalen Anordnung erhöhen.

misch fixierte Larve abgebildet, die uns wiederum einen Beitrag zur Frage der segmentalen Anordnung der Somatopleurazellen liefert. Die Schnittrichtung geht hier längs durch die Rippe selbst. Es ist eine Sonderung der Zellen zu den beiden Mesodermblättern (*sopl* und *sppl*) zu erkennen (das Ektoderm und die Darmwand ist weggelassen). Die Figur zeigt die deutlichste paketweise Anordnung der Somatopleurazellen, die ich unter allen Präparaten gesehen habe. Man wird sagen müssen, daß, wenn dies das Maximum ist, die segmentale Anordnung der Zellen nur einen recht geringen Grad erreicht. Die Splanchnopleura liegt in dem abgebildeten Schnitt den Paketen eng an, im folgenden Schnitt hebt sie sich, wie es auch Fig. 52a und b zeigte, von ihnen ab. Man könnte erwarten, daß sich diese Pakete in die bei Fig. 53 beschriebenen Stränge fortsetzen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Es sind solche Stränge hier nicht vorhanden.

Es ist zuzugeben, wenn wir diesen Befund mit dem an Fig. 53 und Textfig. I Festgestellten zusammenhalten, daß diese Anordnung der Somatopleurazellen vielleicht als eine, wenn auch nur geringe Andeutung einer Segmentierung betrachtet werden könnte. Davon abgesehen aber gibt es im Mesoderm nichts, was an Segmentierung erinnert.

In Fig. 55 endlich sind zur Ergänzung der Längsschnitte zwei Querschnitte durch die Mesodermstreifen und die Zipfel abgebildet. Das Stadium ist etwas jünger als Fig. 51. Die Zipfel haben sich auf der Dorsalseite noch nicht so weit wie dort genähert. Die Lage der beiden Schnitte ist in Fig. 51 eingezeichnet; sie stehen senkrecht zur Larvenoberfläche, schneiden also die Zipfel quer. In Fig. 55a ist der Querschnitt durch die breiten, vorderen Zipfelteile abgebildet. Außer dem Mesoderm ist das Ektoderm und die ventrale Darmwand eingezeichnet, die übrigen Teile des Larvenquerschnitts sind weggelassen. Der Schnitt von Fig. 55b geht dem Schnitt a parallel, jedoch durch das äußerste dorsale Zipfelende. Ich habe hier nur den Querschnitt durch den einen Zipfel gezeichnet. Der andere zeigt dasselbe Bild.

Fig. 55a gibt die charakteristische Differenzierung des Mesoderms sehr deutlich. Zunächst der ventralen Mediane, die im Ektoderm durch die Wimperrinne (*br*) gekennzeichnet wird, liegt die Rippe. Sie ist der Führung des Schnittes entsprechend quer getroffen und zeigt einzelne unregelmäßige Höhlungen. Von der Rippe geht, ebenfalls quer getroffen, die Somatopleura (*sopl*) ab, die sich der Mesenchymmembran anlegt, und die Splanchnopleura (*sppl*), die sich von der Rippe des Zipfels ins Innere des Larvenhohlraums wendet. Dort endet sie frei im Blastocöl (*blc*)*). Sie hat — ähnlich wie in Fig. 53 — den Darm noch nicht erreicht. Es wird aus der Figur ziemlich klar, daß die Rippe eigentlich nichts anderes ist, als die Übergangsstelle der beiden Pleuren ineinander, wobei sich ein mehrschichtiger Zellstreif ergibt. Darnach wird uns auch die Natur der in der Rippe vorkommenden Höhlungen deutlicher: es sind, wie oben schon erwähnt, Stellen, wo die beiden Blätter nicht völlig aneinander schließen. Sie gehören prinzipiell zu dem zwischen den beiden Pleuren gelegenen Raum und sind nicht als besondere Cölomeren zu betrachten. Ich werde auf sie bei Besprechung der Angaben Salenskys zurückkommen müssen.

---

*) Vgl. auch II. Entwicklungsperiode. Abschnitt C. 2b.

Fig. 55b: Hier hängen Somatopleura und Splanchnopleura — diese ist hier intakt — mit ihren Rändern noch völlig zusammen. Dieses Zipfelende ist also ein von den beiden Mesodermblättern gebildeter Sack, dessen Öffnung gegen den breiten Teil der Zipfel gerichtet ist.

Wir haben damit die tatsächlichen Verhältnisse erschöpft. Fassen wir sie noch einmal, bevor wir daraus eine räumliche Gesamtvorstellung zu gewinnen suchen, zusammen: Der am Bauchmark verlaufende Mesodermstreif besteht aus mehreren Zellenlagen und geht in zwei Blätter, die Somatopleura und die Splanchnopleura, über. Die Somatopleura bildet dabei den als Mesodermzipfel bezeichneten Bereich dicht unter der Larvenhaut. Die Splanchnopleura aber verliert schon in den ersten Stadien dieser Entwicklung, sobald die beiden Blätter als solche sich überhaupt voneinander sondern, ihre Kontinuität. Es bleiben nur die mit der Somatopleura verbundenen Ränder der Splanchnopleura erhalten, der mittlere Bereich verschwindet durch Zerfall in einzelne Stränge. Damit existiert, da auch die Stränge bald verschwinden, keine der Somatopleura an Ausdehnung entsprechende Splanchnopleura mehr, welche das Cölom gegen die primäre Leibeshöhle abgrenzen würde. Was dann von der Splanchnopleura übrig bleibt, sind nur die Ränder an der Rippe und an der hinteren den Anus umkreisenden Grenze der Zipfel. Diese dringen, zuerst frei in der Larvenhöhle endend, allmählich nach dem Darm hin vor, wie wir weiter unten noch genauer sehen werden. Am vorderen, äußeren Rand der Mesodermanlage, d. h. dem äußeren Bogen des Zipfels entlang, fehlt die Splanchnopleura vollkommen.

Wir dürfen diesen Verhältnissen wohl die Deutung geben, daß die beiden Blätter des Mesoderms durch Spaltung der ursprünglich einheitlichen mehrschichtigen Zipfelplatte entstehen, und damit gliedert sich in dieser Beziehung der Entwicklungsmodus dem üblichen Schema der Mesodermentwicklung bei den *Anneliden* an. Für diese Auffassung sprechen in der Tat auch manche Einzelheiten, so die Art, wie sich in Fig. 52a die Splanchnopleura von der Somatopleura abhebt und die Bildung des in Fig. 55b abgebildeten Zipfelsackes.

Die weitere Entwicklung des Mesoderms besteht vor allem darin, daß die Zipfel von beiden Seiten her die dorsale Mittellinie erreichen und dort verschmelzen. Dieses Stadium gehört, da an ihm schon die Anlagen der Borstensäcke zu finden sind, bereits in die folgende zweite Entwicklungsperiode. Ich schließe es jedoch, um die Darstellung nicht zu zerreißen, hier an. Man vergleiche dafür Fig. 56 und 57.

Fig. 56 gibt wiederum eine Ansicht vom analen Pol aus. Jedoch ist nur die Somatopleura gezeichnet. Die Verhältnisse der Splanchnopleura lernen wir besser an einer schiefen Ansicht kennen, die uns Fig. 57 geben wird. Die Mesodermzipfel sind in Fig. 56 dorsal gerade zur Verschmelzung gekommen. Das Präparat ist in der Ausbildung des Ektoderms der Fig. 51 gleich. Ich habe deshalb von seiner genaueren Auszeichnung abgesehen; auch hier gehen von den Ganglienanlagen segmentale Stränge aus, die eher noch regelmäßiger als in Fig. 51 erscheinen, und die einen gleichen Sektor der Ventralseite wie in Fig. 51 bedecken. Auch die Mesodermzipfel haben dieselbe Form wie dort. Es ist in Fig. 56 nur der dem Anus zugewendete

Rand eingezeichnet und zwar durch Angabe der Kerne und der Analenden der Streifen. Die ganze Fläche der Somatopleura, welche den Hauptteil der Zipfel ausmacht, wurde nicht abgebildet. Sie zeigt eine genau so regellose Lagerung der Kerne ohne Segmentierung wie diejenige der Larve von Fig. 51 und 51 a. An der Verschmelzungsstelle der Zipfel ist in der dorsalen Mediane ein mächtiger, zellenreicher Strang entstanden, dessen Zusammensetzung aus den beiden Zipfelenden noch an einer geringen Zweiteiligkeit zu erkennen ist. Seiner Entstehung gemäß ist klar, daß dieser Strang nach beiden Seiten einerseits in die Somatopleura, andererseits in die Splanchnopleura übergeht. Die Figur zeigt den Zusammenhang mit der Somatopleura (*sopl*) — außen (in der Fig. unten) — und mit der Übergangsstelle der Somatopleura in die Splanchnopleura (*sppl*) — innen. Über die Beziehung der Splanchnopleura zum Darm ergibt sich bei stetig tiefer gehender Einstellung des Mikroskops folgendes: Man gelangt, dem Mesoderm vom Innenrand der Verschmelzungsstelle der beiden Zipfel in die Tiefe folgend, an die Darmwand, und an ihr sieht man das innere, mesodermale Blatt sich ansetzen. In der Figur ist lediglich der optische Querschnitt der Darmwand (*dw*) dicht unter der Verschmelzungsstelle eingezeichnet. Der Ansatz des Mesenteriums am Darm dagegen ist hier zeichnerisch zu schwer darstellbar und wurde deshalb weggelassen.

Bessere Auskunft über die Topographie des Mesoderms im Innern der Larve gibt uns Fig. 57. Auch in dieser Figur sind die beiden Mesodermzipfel gerade zur Vereinigung gekommen. Die Larve, ein Totalpräparat, ist so orientiert, daß der Mesodermzipfel der einen Seite sich in schief seitlicher und analer Ansicht darbietet. Die Larve der Fig. 56 (oder, vom etwas jüngeren Zustand abgesehen, Fig. 51) müßte also, um diese Lage zu erreichen, nach links (im Sinne des Beobachters) und zugleich etwas nach vorn (im Bilde: oben) um ca. 80° gedreht werden. Diese Orientierung ermöglicht, die Verhältnisse des Mesoderms im Larveninneren zu verfolgen. Ich schicke einige Worte über die Herstellung der Figur voraus. Sie wurde in den Umrissen mit der Camera gezeichnet. Im übrigen aber mußte etwas schematisiert werden, da die einzelnen Schichten nur im Ton und nicht Kern für Kern ausgezeichnet werden konnten, wodurch eine plastische Wiedergabe zu schwer geworden wäre. Auch die Einzeichnung der Kerne ist nur schematisch.

Das Ektoderm ist größtenteils weggelassen; gezeichnet ist es nur an der linken Bildseite, wo das Bauchmark liegt, und auch vom Bauchmark ist nur die Ganglienreihe (*gl-gl*) der einen, dem Beschauer zugewandten Seite angegeben. Die symmetrische andere, welche tiefer in der Rundung des Ektoderms läge, ist weggelassen. Das Mesoderm, auf das es ankommt, ist vollständig abgebildet. Es bildet, da sich die beiden Zipfel dorsal (bei ×) vereinigt haben, ventral aber durch die Stränge des Bauchmarks getrennt sind, einen nur in der ventralen Mediane noch offenen Ring. Dieser umfaßt, wie die Figur deutlich zeigt, den Darm (Rektalkammer, *rk*) in weitem Bogen. Das umfaßte Darmstück ist plastisch gezeichnet und geht, sich verjüngend, in den After (*a*) über. Ihm liegen die Analenden der beiden Mesodermstreifen (*mstr*) an, also diejenigen Teile der Mesodermanlagen, die ihren ursprünglichen Charakter beibehalten haben und die nach vorn in die Zipfel übergehen. Den Zipfel der Anlage

auf der einen Seite (rechts) sieht man in seiner Fläche. Seine Somatopleura (*sopl*) ist die große in der Figur heller getönte, mit Kernen gezeichnete und, da das Ektoderm hier nicht angegeben ist, die oberste Schicht der Zeichnung bildende Fläche. Diese biegt an der analen Seite um und geht in die Splanchnopleura (*sppl*) über, die im Bilde unter der Somatopleura liegt und in dunklerem Ton gezeichnet wurde. Der innere Rand dieses Blattes liegt in der Tiefe des Larveninneren der Darmwand an; allerdings konnte dies in der Zeichnung nicht dargestellt werden. Die Kontur der Darmwand (*dw*) unter dem Mesoderm ist im Umriß eingetragen. — Nach der ventralen Mediane hin grenzt das Mesoderm an den Längsmuskel (*hlm*) der Larve. Auch hier geht, was in der Figur perspektivisch verkürzt erscheint, die Somatopleura in die Splanchnopleura über. Sie biegt, in der Zeichnung mit Kernen angegeben, innen um den Muskel herum und geht von dort in das Larveninnere ebenfalls bis an den Darm heran. — Aus diesen Angaben geht ohne weiteres hervor, daß auch in diesem Stadium die nach vorn gewandten Ränder der beiden Pleuren in keiner Verbindung miteinander stehen.

Der Zipfel der anderen rechten Seite (*mzpfr*) ist gleich differenziert, wie der eben beschriebene, aber weniger übersichtlich zu erkennen. Sein vorderer Teil wird von dem in der Zeichnung eingetragenen Ektoderm bedeckt und ist darum nur in schwachen Konturen eingetragen. Seine Splanchnopleura ist überhaupt nicht eingezeichnet. Deutlicher ist der nach der dorsalen Seite unter dem Enddarm durchziehende Teil, welcher, der Orientierung des Tieres entsprechend, in der Figur von hinten gesehen werden muß. Seine offene, nach vorn gewandte Seite ist demgemäß vom Beschauer abgekehrt.

Zusammenfassend können wir die topographischen Verhältnisse in diesem Stadium wie folgt formulieren: Die Anlage jeder Seite wird, vom Analende der Streifen abgesehen, durch einen zipfelförmigen Sack gebildet, dessen Wände von der Somatopleura und der Splanchnopleura gebildet werden, wobei die Somatopleura in ganzer Ausdehnung dem Larvenektoderm anliegt, während die Splanchnopleura sich durch das Innere der Larve bis an die Darmwand spannt. Nach vorn und nach der Seite ist der Sack offen; die beiden Pleuren enden hier frei; die Hinterwand des Sackes und die am Bauchmark entlang laufende Wandung dagegen wird dadurch gebildet, daß die beiden Pleuren am hinteren und am inneren medianen Rande ineinander übergehen. Da die ganze Mesodermbildung von zwei symmetrischen Mesodermstreifen ausgeht und jeder Streif einen solchen Sack bildet, finden wir in diesem Stadium zwei symmetrisch zur Sagittalebene liegende, in der dorsalen Medianlinie zusammenhängende Säcke mit nach vorn und der Seite gerichteten Öffnungen. Sie sind in der ventralen Mediane einander genähert und können sich dort streckenweise bereits berühren. Wir werden später sehen, daß sich an dieser Stelle aus den beiden median-ventralen Wänden das ventrale Mesenterium bildet, das diesem Ursprung entsprechend aus zwei Lamellen besteht. Ein dorsales Mesenterium entsteht ähnlich, aber auch erst später. Im vorliegenden Stadium hat ja eben erst die Verwachsung der Mesodermzipfel auf der Dorsalseite stattgefunden.

Da wir gegenüber den Angaben Hatscheks auf die Möglichkeit der Entstehung eines segmentierten Cöloms besonders achten müssen, sei zusammenfassend noch besonders hervor-

gehoben: Es wird in keinem der bisher besprochenen Stadien ein segmentiertes Cölom angelegt, vielmehr öffnet sich von Anfang an, sowie überhaupt die kompakte Form der Mesodermanlage aufgegeben wird, die vom Mesoderm ausgekleidete Bucht nach vorn in das Blastocöl. Von einem geschlossenen Cölom kann dementsprechend keine Rede sein, ebensowenig von einer Entwicklung segmental angeordneter Mesodermpakete, in denen von beiden Pleuren begrenzte Cölomabschnitte auftreten würden. Die gelegentlichen Lücken zwischen beiden Mesodermblättern sind zu unregelmäßig, um als typische Erscheinung gelten zu können. Sie sindzu dem leicht als zufällige Abzweigungen der von uns beschriebenen Cölombucht erklärbar. Als Spuren einer Segmentierung des Mesoderms könnte höchstens die oben beschriebene Anordnung der Zellen im ventral-medianen Teil der Somatopleura und in der »Rippe« in Frage kommen. Es ist aber hervorzuheben, daß man diese streifige oder paketweise Anordnung keineswegs immer nachweisen kann, daß sie nur auf einen kleinen Bruchteil der Mesodermanlage beschränkt ist, und daß sie, auch wenn sie vorhanden ist, nur eine geringe Regelmäßigkeit besitzt und sehr bald wieder verschwindet. Sie fehlt bereits in den Zuständen der Fig. 56 und 57, also gerade in den Stadien, die nach HATSCHEK die Segmentierung am höchsten entwickelt zeigen sollten.

Die Beschreibung der weiteren Entwicklung des Mesoderms wird, da schon das letzte besprochene Stadium über die erste Entwicklungsperiode hinausging, im folgenden Abschnitt gegeben werden. Dagegen seien hier noch zwei Bilder nach dem lebenden Objekt eingeschoben. Wenn man auch an ihnen nicht alle bisher beschriebenen Einzelheiten sieht, so haben sie doch besonderes Interesse, weil HATSCHEK seine Darstellung hauptsächlich auf Beobachtungen an lebenden Larven gründete.

Die eine Abbildung (Fig. 59) ist die schon in Fig. 57 in konserviertem Zustand betrachtete Larve. Am lebenden Objekt war nur die Somatopleura klar zu sehen und zwar zum Unterschied gegenüber dem fixierten Präparat mit ebenso scharfem Vorder- wie Hinterrand. Daß hier der Vorderrand auch so klar hervortritt, liegt daran, daß hier die Mesenchymmembran, welche im Bereich der Somatopleura dem Ektoderm dicht anlag, sich von der Körperwand entfernt und in die Tiefe abbiegt, bis sie den oben (S. 79) erwähnten typischen Abstand von der Larvenhaut gewonnen hat. Sie wird infolgedessen im optischen Querschnitt als Kontur gesehen. Es ist wohl gerade dieser Verlauf eine Ursache dafür gewesen, daß HATSCHEK und SALENSKY (1904, 1908) ein geschlossenes Cölom zu erkennen glaubten. Es ist aber auch hier, an der lebenden Larve bei genauer Prüfung eine das Cölom nach vorn abschließende Membran, die den Vorderrand des Somatopleura mit dem der Splanchnopleura verbinden müßte, niemals zu finden. Wir sehen im übrigen an der lebenden Larve die charakteristische Form der Mesodermzipfel (*mzpf*) und das Verschmelzen derselben in der dorsalen Mediane mit völliger Deutlichkeit; ferner sieht man auf der einen Seite die erste Anlage des Borstensackes (*bs*), der in der schiefen Ansicht der Fig. 57 nicht nachgewiesen werden konnte.

Das zweite Bild (Fig. 58) entspricht im Entwicklungsstadium der Fig. 51 des konservierten Materials. Das ihr zugrunde liegende lebende Tier ging aber bei der Fixierung verloren, ist also nicht das Individuum der Fig. 51 selbst. Die Mesodermzipfel sind erst im Aus-

wachsen begriffen. Sie greifen zwar schon weit nach der Dorsalseite aus, haben jedoch die dorsale Mittellinie noch nicht erreicht. Im übrigen ist dasselbe zu sagen wie bei Fig. 59. Es ist nur die Somatopleura zu sehen. Vorder- und Hinterrand der Mesodermzipfel (*mzpf*) insbesondere auch die an der dorsalen Seite vorwachsenden Zipfelenden sind sehr deutlich.

β) Eigene Beobachtungen an der *Echiurus*-Larve von Messina.

In dem eben geschlossenen Abschnitt hat sich zur Genüge schon der Widerspruch gezeigt, der zwischen meinen und HATSCHEKS Beobachtungen besteht. Er konnte jedoch, wenn es auch wenig wahrscheinlich war, aus einer Verschiedenheit in der Entwicklung der Messinenser und der Neapler Larve erklärt werden. Während eines Aufenthalts in Messina im Frühjahr 1914 sammelte ich deshalb (vgl. S. 55), um diese Frage aufzuklären, Material. Im Nachfolgenden sind die Resultate an den lebenden Larven wiedergegeben. Sie stimmen mit den in Neapel gewonnenen überein. Die Untersuchung der konservierten Tiere hat nichts Neues dazu geliefert, so daß ich auf ihre Beschreibung verzichten kann.

Wir haben gesehen, daß der charakteristische Unterschied unserer Darstellung gegenüber derjenigen HATSCHEKS in der Bildung der Mesodermzipfel liegt, und daß in den vorliegenden Stadien, von den oben beschriebenen gelegentlich beobachteten Strängen in der Somatopleura mancher Larven abgesehen, nur das Ektoderm im Bereich des Nervensystems eine »segmentale« Anordnung der Zellen besitzt. Dasselbe zeigen auch die Larven von Messina sehr deutlich. In Fig. 60 und 61 sind zwei Zeichnungen reproduziert, die zwar beide nicht mit der Camera gemacht wurden, weil die Tiere niemals vollkommen stille hielten und geschont werden mußten, die aber dennoch ein annähernd richtiges Bild des Ganzen und ein absolut richtiges der wichtigen Charaktere geben. Fig. 60 entspricht im Entwicklungsstadium der Neapler Fig. 58: Die Mesodermzipfel (*mzpf*) greifen genau wie dort weit nach der dorsalen Seite aus, sind aber noch nicht verschmolzen. Sie umfassen mit gut sichtbarem hinterem Rand den After (*a*) in weitem Bogen und gehen auf der Ventralseite in die Analenden der Mesodermstreifen über. Was man in der Figur sieht, ist, wie ein Vergleich mit den entsprechenden Neapler Stadien ohne weiteres lehren kann, die flächenartig ausgebreitete Somatopleura. Sie ist gegenüber dem Neapler Material, wie die Untersuchung im konservierten Zustand nachträglich gezeigt hat, etwas zell- und kernärmer und daher schwerer zu verfolgen als die Somatopleura in den Neapler Tieren. Sie ist auch nicht so glatt ausgebreitet, was ebenfalls die Analyse erschwert. Im vorderen Bereich des Mesoderms sieht man, wenigstens links, die erste Anlage des Borstensackes (*bs*), rechts war eine gleiche noch nicht nachweisbar. Die Larve steht darnach zwischen den Stadien von HATSCHEKS Fig. 23 und 24, d. h. gerade denjenigen Zuständen, die nach seinen Angaben eine deutliche Segmentierung zeigen sollen. Wir finden weiterhin in unserer Larve auch jene segmentale Anordnung des Ektoderms im ventralen Bereich der Mesodermzipfel, wie wir sie im vorhergehenden Kapitel für die Neapler Larve beschrieben haben. Sie ist auf der linken Seite der Figur eingezeichnet. Wir werden darauf noch zurückkommen (S. 100).

In Fig. 61 ist eine zweite etwas ältere Larve abgebildet, die der Fig. 59 aus Neapel entspricht: Die Mesodermzipfel, von denen wiederum die Umrisse der Somatopleura gezeichnet sind, sind verschmolzen. Die Analränder der Zipfel sind durchaus deutlich und gehen in die Analenden der Mesodermstreifen (*mstr*) über. Die Vorderränder sind ebenfalls klar zu sehen. In ihnen liegen die Borstensäcke, welche schon kleine Borsten (*b*) enthalten. Die Larve entspricht darnach der HATSCHEKschen Fig. 24. Auch hier ist, wie bei den Neapler Larven, die vom Mesoderm ausgekleidete Bucht der Körperhöhle nach vorn offen und geht ohne Anschluß in die primäre Leibeshöhle über. Eine die Vorder- und Seitenränder der beiden Pleuren verbindende Wand fehlt. Wir können in Fig. 61 auch schon die Anlagen der beiden Mesenterien erkennen. Das ventrale Mesenterium (*vmst*) zieht in Form zweier getrennter Blätter unter dem Bauchmark hin. Jedes seiner Blätter geht nach vorn in den Vorderrand der Somatopleura, nach hinten in den analen Rand des Zipfels der gleichen Seite über. Wie weit ihr Ansatz an den Darm reicht, ließ sich nicht feststellen.

Eine besondere Bemerkung verlangt noch das dorsale Mesenterium (*dmst*). Ich bringe sie hier aus Zweckmäßigkeitsgründen an, obgleich ich eine eingehende Darstellung der Mesenterien auf Grund des Neapler Materials erst in der folgenden Entwicklungsperiode gebe. Das dorsale Mesenterium ist, wie die Figur 61 allerdings weniger deutlich als das Präparat und die Originalzeichnung erkennen läßt, als dorsale Verschmelzungsstelle der beiden Mesodermzipfel angelegt und zeigt zwei auffallende, sich voneinander abhebende Teile, die man möglicherweise als Reste von zwei Mesodermsäcken auffassen könnte. In einem anderen, beträchtlich älteren Stadium fand ich ähnliche drei Abteilungen. Es wird durch diese Stränge die Leibeshöhle keineswegs in bestimmte Teile gesondert; vielmehr handelt es sich nur um einzelne stärker ausgebildete Partien in dem das Mesenterium bildenden Rand des Verschmelzungsbereiches selbst. Zudem sind sie keine regelmäßige Erscheinung. Darnach scheint es mir nicht möglich, sie als Dissepimentreste zu deuten. Sie treten offenbar nur deshalb stärker hervor, weil bei anderen Teilen die Degeneration, der später fast das ganze Mesenterium verfällt, schon begonnen hat.

Fassen wir das Ergebnis an den beiden Larven, das an einigen weiteren Individuen sich bestätigte, zusammen, so ergibt sich, daß die Mesodermentwicklung der Messinenser Larve nicht verschieden vom Neapler Modus ist. Es gelten alle Resultate der eingehenden Untersuchung am Neapler Material, die im vorigen Abschnitt beschrieben wurden, auch für die Messinenser Form.

γ) Vergleich meiner Beobachtungen mit denjenigen anderer Autoren.

Es kommen hier die Arbeiten von SALENSKY und HATSCHEK in Betracht*).

*) CONN hat bei *Thalassema* die Entwicklung der Mesodermstreifen nicht eingehend verfolgt und sich HATSCHEK völlig angeschlossen (1884, S. 392).

1. Die Metamerie der Echiurus-Larve nach Hatschek.

Ich schicke, da ich die Angaben dieses Autors, um die Beschreibung meiner Beobachtungen nicht zu unterbrechen, bisher nur summarisch erwähnt habe und doch die ganze Frage für die Echiuriden theoretische Bedeutung besitzt, eine Zusammenfassung seiner Darstellung voraus.

Hatschek suchte, wie oben erwähnt, für die *Echiurus*-Larve von Messina den Nachweis zu führen, daß aus den beiden zuerst ungegliederten Mesodermstreifen eine Anzahl von Mesodermsegmenten hervorgehen, deren jedes einen Hohlraum enthält, — daß sich also eine segmentale Leibeshöhle bildet. Dieser Vorgang, der eine Parallele zu der Entwicklung der Anneliden bilden würde, ist wichtig als wesentlichster Charakter, auf dessen Grund sich die Verwandtschaft der Echiuriden mit den Anneliden gründet. »Wir finden«, sagt Hatschek (1880, S. 26), »in der Entwicklungsgeschichte [der Echiuriden] sowohl den Gegensatz von Kopf und Rumpf, als auch die typische Metamerie des Rumpfes, ja sogar eine ursprünglich durch Dissepimente in metamerische Abteilungen geschiedene Leibeshöhle. Die Echiuriden sind aber jedenfalls in Anpassung an besondere Lebensverhältnisse bedeutend in ihrer Körperform modifizierte Anneliden.«

Wir gehen aus von den noch einfach gebauten Mesodermstreifen (Hatschek, 1880, S. 7), die aus wenigen Zellreihen bestehen. »Die Mesodermstreifen,« berichtet dann (S. 10) der Autor, »entwickeln sich . . . ganz in der für die Anneliden typischen Weise weiter; sie werden zuerst am Vorderende breiter und zweischichtig, und gliedern sich dann von vorne angefangen in Ursegmente, so daß das vorderste Ursegment das älteste ist und nach hinten in regelmäßiger Altersfolge die übrigen sich anschließen. Während die Mesodermstreifen vorn in Ursegmente sich gliedern, werden sie am Hinterende fortwährend durch Wachstum regeneriert; aus dem ganzen Bilde kann man schließen, daß hierbei die großen hinteren Polzellen durch fortwährende Teilungen rege mitwirken. Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten in den einzelnen Ursegmenten Höhlungen auf, . . . dadurch daß sich in den Ursegmenten die Darmfaserplatte von der Hautmuskelplatte abhebt. . . . Dabei bleiben zwischen den einzelnen Segmenthöhlen die zweischichtigen Dissepimente, deren eine Zellplatte dem vorderen Segmente, die andere dem hinteren angehört. Während dieser Vorgänge breiten sich die Mesodermplatten der Ursegmente immer mehr ventralwärts und namentlich dorsalwärts aus. Die Hautmuskelplatte schmiegt sich hierbei stets dicht der Haut an; doch kommt sie nicht unmittelbar an die Ektodermschichte zu liegen, sondern zwischen beiden liegen die schon früher entwickelten [mesenchymatischen] zarten Ringmuskelfäden und auch die schon oben erwähnte eigentümliche Mesodermmembran [= Mesenchymmembran Salenskys]; dieselbe legt sich nämlich im Bereiche der Ursegmente und des Mesodermstreifens . . . an die äußere Leibeswand an.« »Die Darmfaserplatte legt sich schon während der Ausbreitung der Ursegmente an den Darm, zuerst ventralwärts, an« (1880, S. 10). In der Folge dehnen sich die Ursegmente weiter in dorsaler Richtung aus. Wenn sie »bei ihrer raschen Ausbreitung endlich in der Bauch- und Rücken-

linie einander treffen, so entsteht ein ventrales und dorsales Mesenterium, welche beide aus den Umbiegungsstellen des Darmfaserblattes in das Hautmuskelblatt sich bilden und demgemäß doppelschichtig . . . sind« (1880, S. 13). Es sei betont, daß noch in diesem Stadium nach HATSCHEK die Dissepimente erhalten sind. Im ganzen werden 15 Metameren und ein Endsegment ausgebildet. »Das letztere unterscheidet sich dadurch von den Metameren, daß der Bauchstrang nicht bis in dasselbe hineinreicht, da er schon im letzten Metamer endet« (ib.).

Gegenüber dieser klaren Dartellung von deutlichen Cölomsegmenten bei der Messinenser Larve konnte ich, wie die Beschreibung aller meiner Beobachtungen zeigte, von einem segmentierten Cölom weder in Neapel, noch in Messina selbst etwas finden. Darnach muß untersucht werden, ob und welche Fehlerquellen bei meiner Untersuchung unterlaufen sein könnten.

Die erste Frage ist, ob meine Larven auch im richtigen Stadium waren, in dem die Segmente auftreten sollen. Diese Frage ist absolut zu bejahen. Nicht nur habe ich am lebenden, frisch gefangenen Objekt und an frisch gefangenen und sofort konservierten Tieren überhaupt die ganze Serie von Larven mit kleinen Mesodermstreifen und den ersten Anlagen des Bauchmarks untersucht bis zu Larven mit weitentwickeltem Bauchmark, wo auch nach HATSCHEK keine Segmente mehr vorhanden sein können. Es müssen also die richtigen Stadien in der Serie vorhanden gewesen sein. Dann aber gibt uns die Entwicklung der Borsten ein sicheres Mittel in die Hand, die segmentierten Larvenstadien herauszufinden. Es sind jene Zustände vor und während der ersten Entwicklung des Borstensackes und der Borste selbst. Dies sind in meiner Reihe — um nur die Übersichtsbilder zu nennen — die Fig. 48—51 und 56—61. Bei den jüngeren dieser Larven ist die Anlage des Borstensackes noch nicht entwickelt. Bei den älteren ist schon die erste Anlage der Borste selbst zu sehen. Sie entsprechen somit HATSCHEKS Fig. 22, 23 und 24, und diese sind bei ihm die Hauptzeugen für das segmentierte Cölom; sie zeigen die Segmente in klarster Weise.

Aber es kommt noch mehr dazu. Die Mesodermzipfel in meinen Neapler und Messinenser Larven sind Gebilde, die auf keinen Fall übersehen werden können, während man sagen kann, die Dissepimente seien schwerer wahrzunehmen. Da nun aber HATSCHEKS Bilder von den Mesodermzipfeln nichts erkennen lassen, auch nicht die geringste Andeutung, und diese Zipfel gerade in meiner Darstellung den wesentlichsten Punkt bilden, muß man wohl annehmen, daß in HATSCHEKS Beobachtungen Irrtümer unterlaufen sind.

Es ist nicht schwer, Gründe zu finden, welche diese Irrtümer aufzuklären geeignet sind. HATSCHEK hat vorwiegend mit dem lebenden Objekt gearbeitet; alle seine für die Segmentfrage wichtigen Bilder sind nach dem Leben gezeichnet. Nach meinen Erfahrungen sind zwar die Umrisse der Mesodermzipfel im Leben leicht zu sehen, aber die eigentlichen mesodermalen Anlagen, auch die Somatopleura selbst, treten am konservierten Objekt deutlicher hervor. Ferner habe ich schon in der Darstellung meiner Beobachtungen (S. 86) darauf hingewiesen, daß das Ektoderm, allem Anschein nach durch die in ihm entstehenden Nerven, eine Segmen-

tierung vortäuschen kann, und das von ihnen hervorgebrachte Bild stimmt überraschend genau überein mit den von Hatschek gegebenen Zeichnungen. Ich brauche dafür lediglich auf die Fig. 51 zurückzuverweisen, welche diese Verhältnisse am genauesten gezeichnet darbietet, und bemerke dazu, daß die Messinenser Larven (vgl. Fig. 60) das gleiche Resultat geliefert haben. Es wurde bei der Besprechung der Fig. 51 bemerkt, daß die »segmental« angeordneten Ektodermzellen zwei ventrale Sektoren rechts und links des Bauchmarks bedecken und daß sie sich an die Bauchmarkganglien selbst anschließen. Die Grenze dieser Sektoren nach der Seite hin, wurde dort gesagt, stimmt nicht mit dem Bereich der Mesodermzipfel überein. Vergleichen wir aber die Fig. 51 mit den Hatschekschen Fig. 23 und 24, so fällt sofort die Übereinstimmung aller drei Bilder in die Augen. Der Unterschied liegt nur darin, daß die Segmente, die Hatschek als Mesodermsegmente beschreibt, in Wirklichkeit im Ektoderm liegen. Mesodermsegmente existieren nicht.

Die theoretischen Schlußfolgerungen Hatscheks über die Verwandtschaftsverhältnisse der Echiuriden, die auf dieser Segmentierung beruhen, werde ich erst im zweiten Bande der Monographie im Zusammenhang mit den Befunden an *Bonellia* genauer besprechen.

2. Die Cölomeren Salenskys.

Salenskys Material stammt wie das meinige zum großen Teil aus Neapel (1904, S. 10). Die Grundlage unserer Untersuchung ist also dieselbe. Im Gegensatz zu Hatschek findet Salensky nicht erst in den eben betrachteten Larven, sondern schon in jüngeren Stadien eine Metamerie des Mesoderms. Der Streifen selbst ist nach seiner Angabe hohl und seine Höhlung ist »eine unmittelbare Fortsetzung der Mitteldarmhöhle« (1904, S. 84). Wir haben diese Behauptung, die auf Salenskys Ansicht, wonach die Mesodermstreifen als Darmdivertikel entstehen, beruht, schon auf S. 82 zurückgewiesen. Die Cölomhöhle erscheint nach Salensky (l. c., S. 85) »im allgemeinen in Form eines engen Kanals, welcher nur in einigen Stellen Erweiterungen darstellt«. Diese werden von dem Autor als Cölomeren bezeichnet, welche erst (vgl. 1904, S. 87) in späteren Stadien voneinander gesondert werden. Weiter gibt er an, daß schon »bei den jüngsten *Echiurus*-Larven, bei welchen noch keine äußerliche Scheidung der Mesodermstreifen erkennbar ist, 5 Paar Cölomhöhlen resp. Cölomeren vorhanden sind, welche die ersten Zeichen der später auftretenden Differenzierung der Somiten darstellen« (S. 88). Es sei allerdings die Untersuchung schwierig, weil »die Wände der Mesodermstreifen im Verhältnis zu der Größe der darin eingeschlossenen Höhlen sehr dick sind«. Diese ließen sich jedoch »fast in jedem Schnitte mit voller Deutlichkeit erkennen; sie kommen aber entweder vereinzelt oder in kleiner Anzahl vor« (1904, S. 85).

Für die späteren Stadien gibt der Autor folgende Beschreibung: »Von der Fläche betrachtet erscheinen die einzelnen Somiten in Form von quergestellten, einander parallel und konzentrisch laufenden Bändern, deren proximale Enden verdickt und deswegen etwas dunkler als die Seitenteile erscheinen.« Sie »sind auf ihrer ganzen Länge durch ziemlich enge und

schwächer gefärbte Zwischenstreifen voneinander getrennt« (S. 90)*). Cölomhöhlen seien dann nicht mehr zu unterscheiden (vgl. 1908, S. 365).

Es ist die Frage zu prüfen, ob sich in unseren Beobachtungen Anhaltspunkte für die Annahme solcher Cölomeren in den jüngeren Stadien, wie sie hier in Betracht kommen, ergeben, und hierfür geben unsere schon früher behandelten Figuren 53 und 55 einige Aufklärung. Wir sehen dort — und haben es schon mehrfach hervorgehoben — im Mesoderm oder wenigstens in seiner Nachbarschaft mehr oder weniger deutlich eine Anzahl von Lücken auftreten. Insbesondere zeigt Fig. 53 eine seriale Anordnung der Zellen der Somatopleura zu Strängen, und zwischen diesen und dem Ektoderm eingeschlossen finden wir Hohlräume, die mit Segmenthöhlen wohl verwechselt werden können. Daß sie, wie die Verfolgung der Schnittserie zeigt — was allerdings bildlich nicht dargestellt wurde —, nur im Nachbarbereich der Rippe liegen und nicht über den ganzen Zipfel reichen, stimmt mit der Darstellung Salenskys (man vergleiche seine Fig. 69) recht gut überein. Daß sie jedoch, als außerhalb des Mesoderms gelegen, nicht die Bedeutung von Cölomeren haben können, ist ohne weiteres klar. Eine andere Aufklärung der Angaben Salenskys lieferte uns Fig. 55a. Man findet hie und da und eben gerade bei dieser Figur in der Rippe des Streifens streckenweise ein geringes Lumen. Wir haben aber schon bei der Besprechung dieser Figur sowie der Fig. 53 erwähnt, daß solche Lumina nur zufällig und unregelmäßig auftreten, wie sie übrigens offenbar auch recht unregelmäßig Salensky selbst antraf und abbildete (vgl. seine Fig. 62B, 47, 36 u. a.), unregelmäßig sowohl in ihrer Lage, ihrer Ausdehnung und ihrer Begrenzung, die sie auch in seinen Figuren (Fig. 58F. Col V, 62B. Col, 68B. Col II, IV) oft viel mehr als zufällige Spalträume, denn als typisch begrenzte Cölomteile erscheinen lassen. Sie sind, wie wir schon S. 91 gesagt haben, leicht zu erklären als Stellen, wo die beiden Pleuren, die seitwärts der Rippe völlig auseinanderweichen, schon etwas auseinandergetreten sind. Gegenüber dem Cölom selbst, das heißt nach meiner Beschreibung der zwischen die beiden Pleuren hineinreichenden Bucht der Körperhöhle, bilden diese Lumina untergeordnete und unregelmäßige Bruchteile. Den wesentlichsten Teil der Mesodermbildung, die Entwicklung der Somatopleura und der Splanchnopleura im Anschluß an die »Rippe«, hat Salensky nicht beobachtet, und es läßt sich diese Entwicklung auch nicht aus seinen Bildern entnehmen. Im Gegenteil muß darauf hingewiesen werden, daß gerade seine Figuren der verschiedenen Stadien sich schwer aneinander anschließen lassen. Besonders ist seine älteste Fig. 70 und der dazu gehörige Längsschnitt, Fig. 76, wo weder ein Cölom noch Cölomeren vorhanden sind, und wo die von uns beschriebenen Verhältnisse zu sehen sein müßten, schwer an seine früheren Bilder zu fügen. Es geht aus dieser Figur, wo die Somite kompakt sind, am allerwenigsten und ebensowenig aus dem Text hervor, wie es zur Entwicklung des geräumigen Cöloms der späteren Larvenstadien kommt, und in welcher Beziehung zu diesem die Cölomeren stehen. Der Autor hebt denn auch selbst hervor, man hätte es »in unserem Fall [*Echiurus*] mit einer sehr unvollständigen Glie-

*) Diese Beschreibung paßt ziemlich gut auf unsere Textfig. I (S. 90). Man vergleiche das zu dieser Figur Gesagte.

derung der Mesodermstreifen zu tun«; und fährt fort: »Ob dieselbe auch in den späteren Stadien dieselbe Form beibehält, kann ich nicht entscheiden. Nach den bei Hatschek angeführten Abbildungen darf man vielmehr vermuten, daß die Somiten bei älteren Larven vollkommen voneinander abgetrennt sein sollten« (1904, S. 90; vgl. auch 1908, S. 366). Davon ist so viel richtig, als in der Tat die Gliederung des Mesoderms eine sehr unvollständige ist. Ja diese ist noch weit weniger vollständig, als Salensky geschildert hat, und geht allerdings nicht, wie er vermutete, in den von Hatschek beschriebenen Zustand über.

E. Die Protonephridien.

Die Protonephridien sind schon in den jüngsten Stadien vorhanden. Sie wurden von Grobben (Claus, Lehrbuch der Zoologie, 1878) an älteren Stadien, wo sie reicher entwickelt sind, entdeckt. Bei Hatschek finden wir genaue Angaben über ihre Entwicklung und ihren Bau, auf die ich mich beziehe. »Am vorderen Ende der Mesodermstreifen«, sagt Hatschek vom jüngsten Stadium (1880, S. 6), liegt das Anlagematerial für das Protonephridium, »eine Anhäufung kleiner, rundlicher Zellen.« Ich habe so frühe Stadien niemals gefunden. Meine jüngsten Larven, Fig. 31 und 32, sind zwar, was die Entwicklung der Wimperorgane anbelangt, eher weniger weit entwickelt als die jüngste Hatscheksche Figur. Aber doch waren in ihnen die Protonephridien nicht mehr nur Zellenhäufchen, sondern ein Strang von Zellen, an dessen innerem Ende bereits einige Solenocyten saßen.

Die zitierte Zellenanhäufung ist nach Hatschek nicht die erste Anlage, sondern »schon ein sekundärer Ast der Kopfniere« (ib.). Das von ihm erwähnte Präparat zeigte »einen sehr zarten, längsverlaufenden Kanal«, der von der Körperwand dort, wo auch die Zellenanhäufung liegt, abgeht und »parallel dem ventralen Längsmuskel« nach vorn verläuft. Er endet »mit einer kleinen soliden Anschwellung«, welche aus einer einzigen Zelle besteht. Im Innern dieses Kanals »sieht man als Ausdruck einer Flimmerbewegung eine zarte Wellenlinie nach der äußeren Mündung des Organs sich scheinbar fortbewegen« (1880, S. 5). Ich habe diesen primären Ast der Hatschekschen Darstellung nie finden können, obgleich er auch in etwas späteren Stadien, die mir zahlreich zur Verfügung standen, noch vorhanden sein soll (vgl. seine Fig. 20). So kann ich einige Zweifel an seiner Existenz nicht unterdrücken.

In Fig. 36 a—c ist in drei Schnitten der Serie, die uns bereits Fig. 32 geliefert hat, der Analbereich einer der jüngsten Larven abgebildet. Die topographischen Verhältnisse*) sind naturgemäß aus den Schnitten nicht so deutlich zu erkennen, wie aus Flächenansichten von Totalpräparaten. Dafür lassen sie manche Einzelheiten deutlicher sehen. Es sei gesagt, daß meine Präparate die von Hatschek gegebene Darstellung des sekundären Teiles der Kopfniere völlig bestätigen. Die drei Schnitte, in denen das Protonephridium enthalten ist, sind in den

*) Man vergleiche hierfür Fig. 34, wo die Lage der Mündungen, und Fig. 58—60, wo der Nephrodukt und — schematisiert — die Lage einer Anzahl Solenozytenzellen eingezeichnet ist.

Teilfiguren einzeln abgebildet. Um sie zueinander in Beziehung setzen zu können, sind bestimmte Stellen, welche sich decken, durch Kreuze, ×, ××, ××× besonders gekennzeichnet. Das Nephridium besitzt, wie HATSCHEK für etwas spätere Stadien beschreibt, einen Ausführungskanal, der von der ventralen Larvenwand, wo er mündet, bis an den hyposphäralen Längsmuskel zieht. Dort sitzen ihm die Geißelzellen in mehreren Gruppen auf. Der Ausführungskanal (*pnd*) ist in unserer Larve erst ein kurzer an der Wand sitzender Zellenzapfen. Er liegt größtenteils in Fig. 36b, ein kleines der Larvenwand zunächst liegendes Stück in Fig. 36a. Man sieht dort auch den Längsmuskel (*hlm*), an den der Kanal heranzieht. Die Geißelzellen liegen in zwei Büscheln in Fig. 36a, eine oder einige Geißelzellen noch in Fig. 36b.

Das Präparat ist in einer Hinsicht besonders deutlich: Zwischen dem Vorderende des Mesodermstreifens (*mstr*) und dem Protonephridium besteht eine Lücke, wie eine genaue Verfolgung der Schnittserie deutlich zeigt. Das Nephridium liegt in Fig. 36a und b. Der Mesodermstreifen aber erscheint erst im folgenden Schnitt Fig. 36c. Wenn man die drei Schnitte vermittels der Kreuzzeichen genau zur Deckung bringt, berührt der Mesodermstreifen den Ausführungskanal des Nephridiums höchstens mit seiner vordersten Spitze.

Es wird damit eine Kontroverse zwischen HATSCHEK und SALENSKY entschieden. Nach HATSCHEKS Angaben entwickelt sich offenbar (der Autor erörtert zwar diesen Punkt nicht besonders) das Protonephridium selbständig und unabhängig von den Mesodermstreifen. Nach SALENSKY (1904, S. 94) stehen die Protonephridien »mit dem ersten mesodermalen Somit in innigster Verbindung« und damit in enger Beziehung (S. 96) »zum Mesodermstreifen und zum Cölom«. Er gründet darauf die Ansicht, »daß sie nicht als Protonephridien, sondern als echte Metanephridien aufgefaßt werden müssen« (S. 96), d. h. als Exkretionsorgane, die aus dem Mesoderm entstehen. Seine Argumente sind folgende: Die Bilder seiner älteren Larvenstadien zeigen den Ausführungsgang des Nephridiums »dem ersten Somit«, d. h. dem Vorderende des Mesodermstreifens dicht anliegend. »Die Wände . . . des ersten Cölomer setzen sich kontinuierlich in die Wände des Nephridiumtrichters fort; die Höhle des letzteren setzt sich ebenfalls in die Höhle der ersten Cölomere fort. Der Wurzelteil des Nephridiums stellt also einen auf dem ersten Segment angesetzten Trichter dar« (1904, S. 94). In der Tat liegt der Ausführungsgang und die Hauptstämme des Protonephridiums in den älteren Stadien dem Mesodermstreifen öfter recht dicht an. Wenn aber das Nephridium dem Mesoderm angehörte, so müßte naturgemäß eine jüngere Larve ganz besonders beweisend sein. Gerade da aber haben wir erfahren, daß ein Zusammenhang zwischen beiden Organen nicht existiert. Nur der Solenozyt in Fig. 36b (*sc*) könnte möglicherweise direkt aus dem Mesodermstreifen entstanden sein, alles übrige nicht. Es gibt wohl auch junge Larven, wo der Nephrodukt, d. h. der Sammelkanal der Mesodermstreifen, näher liegt, und wo seine Wandung den Vorderrand des Mesodermstreifens berührt. Von einem Übergang des Nephroduktlumens in das Lumen des Somits aber kann auch da niemals die Rede sein, weil, wie wir wissen, ein Somitlumen nicht existiert. Im übrigen lassen auch die Bilder in der Arbeit SALENSKYS keinen unbedingt sicheren Schluß zu (vgl. seine Fig. 36, 68 und 73). Die Auffassung HATSCHEKS besteht also weiter zu

Recht; es handelt sich bei diesen Exkretionsorganen um Protonephridien, deren Herkunft mit dem sekundären Mesoderm nichts zu schaffen hat, die vielmehr ausschließlich larvale Gebilde sind.

Eine andere Frage ist, ob sie ektodermaler oder mesenchymatischer Natur sind. Die Fig. 36 kann darüber zwar keine ganz sichere Auskunft geben, wohl aber läßt sie einen Wahrscheinlichkeitsschluß zu. Die Zellen des Ausführungsganges und die Solenocyten sind in ihren Kernen nicht nur färberisch, sondern auch in der Größe wesentlich verschieden. Man vergleiche dafür die Zeichnungen 36a und b: Die Kerne der Nephroduktzellen sind groß und blaß, diejenigen der Solenozytenzellen sind klein und mit Karmin stärker rot gefärbt. Dies spricht schon an und für sich für eine verschiedene Herkunft. Dann sehen wir weiter, daß die Nephroduktkerne in Größe und Farbe den Ektodermzellen wenigstens in dem um die Mündung des Nephridiums liegenden Bezirk sehr ähnlich, ja man kann sagen, mit ihnen in Größe und Farblosigkeit identisch sind. Die Kerne der Solenozyten aber gleichen den Mesenchym- oder Mesodermkernen. Alles das weist darauf hin, daß die Nephroduktzellen ektodermaler, die Solenozytenzellen aber mesenchymatischer Herkunft sind. Mit der Ableitung der Solenozytenzellen vom Mesenchym stünde überdies ihre zerstreute Lage gut in Einklang. Wir dürfen uns natürlich nicht verhehlen, daß die Kernverschiedenheiten auf beginnender funktioneller Differenzierung beruhen könnten und die oben gegebene Erklärung damit illusorisch wäre. Sie stimmt jedoch mit unseren Kenntnissen an anderen Objekten wohl überein.

II. Entwicklungsperiode.

Diese Entwicklungsperiode wird gegenüber der vorhergehenden durch das Auftreten eines neuen Organs charakterisiert: Jederseits neben dem Bauchmark bildet sich eine Borste aus. Ich befolge in der Besprechung der einzelnen Organe die gleiche Reihe wie im vorhergehenden Teil. Eine topographische Übersicht brauche ich hier nicht zu geben.

A. Ektodermale Bildungen.

1. Die Larvenwand hat nur geringe weitere Entwicklung erfahren. Gegenüber früheren Stadien sind jetzt die Drüsenbezirke des Ektoderms viel umfangreicher, deren man vier unterscheiden kann: Ein großer Bezirk (*dr*) umgibt die Scheitelplatte, zwei liegen (*dr*) rechts und links der Symmetrie-Ebene vor dem präoralen Wimperkranz oberhalb der beiden Mundwinkel. Es sind die von SALENSKY (1904, S. 13) als Episphärendrüsen beschriebenen Bereiche. Ferner sind dicht hinter dem postoralen Wimperkranze, ebenfalls besonders auf der Ventralseite (*dr*), zahlreiche Drüsen entwickelt, die von SALENSKY (ib.) als Mesotrochaldrüsen bezeichnet werden. Zur Orientierung über diese Bereiche diene Fig. 39, die zwar noch in die vorige Periode gehört, aber an ihr Ende, wo die Drüsen bereits recht zahlreich sind.

Über die beiden vorderen Wimperkränze, den präoralen und den postoralen, ist nichts Weiteres zu sagen. Dagegen bilden sich im Laufe dieser Periode, wie schon HATSCHEK beschreibt und wie bereits oben (S. 59) erwähnt wurde, zwei weitere Wimperkränze aus, einer dicht hinter dem postoralen Kranz und einer, der anale Wimperkranz, am Hinterende der Larve. Wir wollen diesen — den ersten genannten brauchen wir weiter nicht zu betrachten — erst im folgenden Abschnitt, wenn er deutlicher sein wird, beschreiben.

Über den Ösophagus ist nichts Neues zu berichten.

Die Protonephridien endlich werden in der dritten Periode (S. 136), wenn sie voll entwickelt sind, wiederum besprochen werden. Ebenso das Nervensystem (S. 119).

Dagegen entstehen als wichtige Neubildungen des Ektoderms die ventralen Borsten.

2. Die ventralen Borsten.

In den bei Anlaß der Mesodermentwicklung besprochenen Stadien mit eben verschmelzenden Mesodermzipfeln finden wir die ersten Anlagen der Borstensäcke, in denen die Borsten gebildet werden. Ihre Lage ist an den Totalpräparaten sehr leicht festzustellen. Fig. 51, 51a, 59 und 60 besitzen erst Borstensäckchen; Borsten selbst sind noch nicht gebildet oder erst als kleinste Chitinkegel angelegt. Dagegen haben die Säckchen bereits einen wohldifferenzierten Bau und ein Lumen. Fig. 51 zeigt sie uns an der Außenseite der hyposphäralen Längsmuskeln, wie es von HATSCHEK in seiner Fig. 24 beschrieben wird. Die Borstenanlage liegt nahe dem vorderen Rand des Mesoderms, nach HATSCHEK »im ersten Rumpfsegmente und lateral vom ventralen Längsmuskelbande« (1880, S. 11). Unsere Präparate zeigen, wenn wir auch die Existenz der Segmente bestreiten, die Richtigkeit dieser Angabe, was die Lage im Mesoderm schlechtweg betrifft. Es kommt für uns natürlich die Angabe HATSCHEKS in Wegfall, wonach die Borstensäcke »im ersten Rumpfsegmente« gelegen seien. Ein späteres Stadium der Borstenentwicklung finden wir in Fig. 62. In jedem Borstensack liegt eine, hier im Querschnitt sichtbare, kräftigere Borste. Auch sie liegen symmetrisch zum Bauchmark (*bm*), an den Außenseiten der Längsmuskeln (*hlm*) sowie am Vorderrand der Somatopleura.

Über die Entwicklung der Borste und ihres Sackes, vor allem über die Frage, ob sie ektodermaler oder mesodermaler Herkunft sei, geben uns Schnitte Auskunft. Das jüngste Stadium finden wir in der bereits S. 63 besprochenen Fig. 38 (*bs*). (Ähnlich auch Fig. 53.) Das Säckchen ist als kleiner Zellenbezirk im Ektoderm angelegt; die Zellen sind schon einigermaßen konzentrisch gestellt. Daß es sich wirklich um eine Borstensackanlage handelt, geht nicht nur aus dieser Stellung der Zellen, sondern auch aus der Lagerung am ventralen Längsmuskel (*hlm*) hervor, dessen Querschnitt in die Figur eingezeichnet ist, ferner daraus, daß wir auch auf der anderen Seite genau symmetrisch und in entsprechender Lage zum Muskel einen gleichen Zellkomplex finden. Außerdem liegen diese beiden Zellknospen auch nahe dem vorderen Mesodermrand, wie es für die Borstensäcke charakteristisch ist,

aber naturgemäß kann dies nur durch Verfolgen der ganzen Schnittserie, nicht aber aus dem einzelnen abgebildeten Querschnitt wahrgenommen werden.

Die Knospe der Fig. 38 erstreckt sich über drei Schnitte. Eine besondere Borstenbildungszelle, wie sie ältere Anlagen besitzen, ist in diesem jungen Stadium noch nicht nachzuweisen. Aber die Figur beweist uns, daß der Borstensack und damit auch die Borste vom Ektoderm aus gebildet werden. Andere Präparate etwas höheren Alters liefern ein gleiches Resultat. Es werden damit die Angaben SPENGELS über die Entwicklung der Ersatzborsten am erwachsenen *Echiurus* und über die Borstenentwicklung bei *Bonellia*, der Verwandten des *Echiurus* vollauf bestätigt. HATSCHEKS Angaben, denen sich für *Thalassema* auch CONN (1884, S. 393) angeschlossen hat, sind andere und stehen zu denjenigen SPENGELS im Gegensatz; er sagt von den »Anlagen der ventralen Borstensäcke«: »Es sind scharf abgegrenzte Zellgruppen, die wohl dicht unter dem Ektoderm liegen, aber meiner Ansicht nach aus der oberflächlichen Lage der Hautmuskelplatte stammen. Ich konnte an der darüberliegenden Ektodermstelle nichts sehen, was auf eine Wucherung hindeutete« (1880, S. 15.) Diese Angabe ist zu korrigieren*). Die Borstensäcke und auch die Borstenbildungszellen sind typisch ektodermalen Ursprunges.

In Fig. 64 und 68 sind zwei weitere Entwicklungsstadien der Borstensäcke und der in ihnen zur Bildung kommenden Borsten abgebildet. Ich will beide hier besprechen, obgleich sie nicht in diese Entwicklungsperiode gehören, und das eine jüngere Stadium (Fig. 68) sich nicht auf eine ventrale, sondern auf anale Borsten bezieht. Die Entwicklung ist bei allen, ob ventral oder anal, wie wir sehen werden, die gleiche.

In Fig. 68 sind die Säckchen zweier aus dem Ektoderm bereits in die Tiefe gerückter Borstenanlagen gezeichnet. Die Wand (*bs*) geht jedoch noch kontinuierlich in das Ektoderm (*ekt*) über und zeigt damit noch deutlich die ektodermale Herkunft. Die Epidermis selbst bildet an der Stelle, wo das Säckchen aufsitzt, eine tiefe Bucht, die aber erst in späteren Stadien (Fig. 64) mit dem Lumen des Borstensackes in Verbindung tritt.

Im Borstensäckchen selbst finden wir (Fig. 68) bereits eine kleine Borste (*b*) gebildet, die aber noch ganz von der Wand des Follikels umschlossen wird. Dieser sitzt zum größeren Teil in dem dicken Mesodermbelag (*sopl*) der Somatopleura, von der es (in der Figur nicht deutlich) schon völlig überzogen wird.

Die Borstenanlage in Fig. 64 (ventrale Borste) ist schon bedeutend älter und gehört in die dritte Entwicklungsperiode. (Vgl. auch SALENSKYS allerdings ziemlich rohe Fig. 7, 1908.) Das Lumen des Borstensackes ist nach außen mit der Einbuchtung der Epidermis in Kommunikation getreten. Die Borste (*b*) ist sehr groß. Sie hat ein geschrumpftes Aussehen und füllt die Höhlung des Sackes nicht ganz aus, was möglicherweise auf die Konservierung (Flemming) oder die darauffolgende Einbettung (Celloidin) zurückzuführen ist. Am Borsten-

*) Nach SALENSKYS Arbeit 1908 (S. 315) »entstehen die Borstensäcke aus . . . Ektodermeinstülpungen«. Zu Einstülpungen kommt es nicht. Wohl aber ist mit dieser Angabe die ektodermale Herkunft richtig gestellt.

sack sind deutlich drei Teile zu unterscheiden: die Wandung, in der Figur als *bs* bezeichnet, die den Boden des Sackes bildende Borstenzelle (*bz*) und der mesodermale Überzug (*sopl*). Die Borstenbildungszelle bringt, wie SPENGEL (1880) nachgewiesen hat, die Borste hervor, indem sie an ihrer gegen das Sacklumen gewendeten Oberfläche Chitin ausscheidet. Die Borste wird dadurch von der Basis aus allmählich vergrößert und die Borstenspitze, die ursprünglich die erste Anlage war, allmählich weiter vorgeschoben. Für eine genaue Darstellung des Bildungsmodus sei auf die SPENGELsche treffliche Arbeit (1880) verwiesen.

Es ist in jedem Borstensack nur eine Bildungszelle an der Borstenbasis zu finden. Sie zeichnet sich stets durch ihre Größe und den besonders großen Kern aus, der die Kerne der Sackwandung um etwa das Vierfache übertrifft. In Fig. 68, dem jüngeren Stadium, ist jedoch dieser Unterschied noch nicht vorhanden. Die Zellen sind dort noch etwa gleich groß und die Bildungszelle läßt sich nur an ihrer Lage, an der Basis der Borste als solche erkennen.

Das Mesoderm, d. h. die Somatopleura, bildet in den älteren Stadien (Fig. 64, 68) einen dünnen, den Sack einhüllenden Überzug. Er geht nach hinten (in der Figur unten) in die Somatopleura über, welche die Körperwand auskleidet, nach vorn aber in die Mesenchymmembran. Wir haben oben erwähnt, daß die Borste nahe am Vorderrand der Somatopleura liegt, also nahe ihrer Übergangszone in die Mesenchymmembran, welche in der Fortsetzung der Somatopleura liegt. Es zeigt sich dieser Übergang auch darin, daß sich im oberen, im Tiere rostral gelegenen Teil der Fig. 64 Muskeln, Somatopleura und Mesenchymmembran vom Ektoderm (ekt_1) entfernen und den für die Mesenchymmembran typischen Abstand gewinnen.

Wenn wir von der Herkunft des Borstensackes absehen, stehen die beiden hier reproduzierten Figuren nur in einem Punkte im Gegensatz zu HATSCHEKS Darstellung, die wir noch kurz erwähnen müssen. Dieser Autor beschreibt und bildet ab »zwei auffallend große Zellen«, »die zur Borstenbildung offenbar in innigster Beziehung stehen« (1880, S. 15). Er stellt sich damit im Gegensatz zu SPENGEL, der bei *Bonellia* und *Echiurus* nur eine Borstenbildungszelle fand. Wie oben erwähnt, zeigt mein Präparat (Fig. 64) nur eine Zelle mit auffallend großem Kern und entscheidet damit zu Gunsten SPENGELS. Man findet aber auch Borstensäcke mit zwei Bildungszellen, so in der Schnittserie der nur wenig älteren Larven, zu der Fig. 65 gehört. (Ich habe auf eine besondere Abbildung der Borstenzellen dort verzichtet.) Da nun vielfach neben den Borsten auch Ersatzborsten vorhanden sind, so ist wohl mit SPENGEL und contra HATSCHEK anzunehmen, daß jede Borste nur aus einer Zelle hervorgeht, weiter aber, daß noch Ersatzzellen (für Ersatzborsten oder zum Ersatz der sich verbrauchenden Borstenbildungszelle selbst) da sein können, welche die Ursache für die HATSCHEKsche Annahme gewesen sind.

B. Entodermale Bildungen.

Die an die Darstellungen in der ersten Periode anschließende Weiterentwicklung des Darmes wird im nächsten, der dritten Periode gewidmeten Abschnitt betrachtet werden.

C. Bildungen des Mesenchyms und des Mesoderms.

1. Das Mesenchym hatte im Verlauf der ersten Periode die Mesenchymmembran geliefert. Diese wird im Lauf der zweiten Periode deutlicher, unterliegt aber keinen weiteren Umbildungen. Ich brauche auf sie nicht einzugehen.

2. Die Entwicklung des sekundären Mesoderms.

Wir haben im vorigen Abschnitt (S. 83—97) die Entwicklung der Mesodermanlagen zu den Mesodermzipfeln verfolgt und als letztes Stadium die Verschmelzung der Zipfel in der dorsalen Medianlinie beschrieben (Fig. 56 und 57). Mit dieser Verschmelzung beginnt, wie an jener Stelle (S. 94) schon bemerkt wurde, die Bildung des dorsalen Mesenteriums und etwa zu gleicher Zeit entsteht auch ein ventrales Mesenterium. Die Somatopleura breitet sich außerdem an der Larvenwand weiter nach vorn aus; die Splanchnopleura dringt in entsprechendem Maß am Mitteldarm vor und liefert den Darmüberzug. Diese Vorgänge haben uns hier zu beschäftigen.

a) Die Somatopleura.

Das Wachstum der Somatopleura besteht, von dem in Fig. 56 und 57 erreichten Stadium an, im wesentlichen nur in einer breiteren dorsalen Verschmelzung der beiden Zipfel und in einem Vorschieben des vorderen Randes gegen die Trochalzone hin. Das Verhältnis zwischen dem imaginalen Rumpfteil und dem larvalen vor den Rumpf gelegenen Abschnitt verschiebt sich dadurch allmählich zugunsten des Rumpfes. Wir dürfen wohl unentschieden lassen, wieviel dabei auf wirklichem Vordringen des Mesodermrandes und wieviel auf Wachstum innerhalb der Mesodermfläche selbst beruht. Wie bisher geschieht das Vordringen des Randes der Somatopleura immer an der Mesenchymmembran entlang, welche sich, soweit die Somatopleura reicht, enger an die Larvenwand anlegt.

In Fig. 62 und 73 ist diese Ausbreitung zu verfolgen. Beides sind Ansichten vom analen Pol aus und beziehen sich auf Totalpräparate älterer Larven, deren eine etwa dem Ende der zweiten, die andere aber der dritten Periode zugehört. In Fig. 62 ist nur das Stück der Hyposphäre gezeichnet, so weit das Mesoderm reicht. Verglichen mit dem nächst jüngeren früher besprochenen Stadium (Fig. 56), ist die dorsale Verschmelzungsstelle der beiden Zipfel zu einer breiten Zone geworden. Die Somatopleura hat damit die Form eines den After umgebenden Gürtels angenommen. Die segmentale Anordnung der Zellen des Ektoderms, die früher auf den ventralen Sektor beschränkt war, reicht jetzt über den ganzen Gürtel hin, so weit die Somatopleura selbst sich ausdehnt. Es entspricht also der mesodermalen eine ektodermale gürtelförmige Zone. Wir werden später sehen, in welchem Grade sich dieses Rumpfektoderm von dem larvalen unterscheidet (S. 118 u. a. O.).

Das noch weiter entwickelte Stadium ist in Fig. 73 reproduziert. Hier ist die ganze

Hyposphäre gezeichnet, und damit eine Anschauung für die Ausdehnung des Rumpfes gegenüber dem larvalen Teil der Hyposphäre gegeben. Somatopleura und Rumpfektoderm fallen auch hier in ihren Grenzen ungefähr zusammen. Beide bedecken etwa die Hälfte der zwischen After und Trochus liegenden Kalotte. Diese Ausdehnung steht bereits nahe dem Höhepunkt der larvalen Organisation. Einen Sagittalschnitt durch eine ähnliche Larve gibt Fig. 65. Wir werden die nähere Organisation von beiden Figuren in der folgenden Periode (S. 117 ff.) besprechen.

b) Die Splanchnopleura.

Wir haben die Entstehung der Splanchnopleura von der Rippe und dem analen Rand der beiden Mesodermzipfel aus an der Hand der Schnitte Fig. 54 und 55 kennen gelernt. Sie bildet dort eine ins Innere der Larvenhöhle ausgespannte und frei endende Membran. Es sei hier eine Bemerkung über die Bezeichnungen eingeschaltet. Bei den jüngeren Stadien — eben den genannten Figuren — ist eine genaue Unterscheidung zwischen Mesenterium und Splanchnopleura nur bedingt richtig, da man schließlich das im Innern der Larvenhöhle ausgespannte Mesodermblatt so lange als Mesenterium bezeichnen kann, als es noch frei endet, und sein Rand den Darm noch nicht erreicht hat, solange es also die Darmwand noch nicht überzieht. Insbesondere wird man dies bei denjenigen Teilen des inneren Blattes tun müssen, die in der dorsalen oder ventralen Mediane liegen.

Gegenüber den Schnittfiguren 53 und 55 zeigt uns die schon auf Seite 93 besprochene Fig. 57 einen weiter entwickelten Zustand. Die Splanchnopleura hat sich weiter ausgedehnt und auf der Ventralseite mit ihrem Rand (*sppl*) die Darmwand erreicht. Ein den Darm überziehender Belag, also ein eigentlicher splanchnischer Überzug, ist aber noch nicht vorhanden.

Fig. 63 stellt endlich ein schon wesentlich späteres Stadium dar, das schon in die nächste Periode gehört. Hier hat die Splanchnopleura nicht nur den Darm erreicht, wie in Fig. 57, sondern sich auch an ihm ausgebreitet, so daß nun dem mesodermalen Überzug der Rumpfwand eine ungefähr gleich ausgedehnte Bekleidung des Darmes entspricht. Die Figur ist die Ansicht eines Totalpräparates vom Rücken her und gehört einer Larve vom Alter etwa der Fig. 62 an. Abgebildet wurde nur der anale Teil der Hyposphäre. Mit der Darstellung eines optischen Schnittes wurde eine plastische, etwas schematisierte*) Wiedergabe des Darmes wie folgt kombiniert: Wir sehen im optischen Schnitt links die Rumpfwand mit ihrer Zusammensetzung aus Rumpfektoderm (ekt_2)**), Mesenchym (*mym*) und Somatopleura (*sopl*), im optischen Schnitt liegt auch der After (*a*), der natürlich in das Lumen des Darmes führt. Dieses aber ist durch die Schattierung der Darmwand bedeckt. Wir sehen dann weiter, bei ×, die Somatopleura am Darm umbiegen. Sie geht in die Splanchnopleura über, welche am Darm in Form einzelner Kerne angegeben wurde, entsprechend ihrem Charakter, denn sie ist

*) Es sind die Umrisse aller Teile der Figur mit der Camera gezeichnet, die einzelnen Zellkerne aber, soweit sie überhaupt angegeben wurden, schematisch eingetragen.

**) Als Rumpf wird der Teil der Hyposphäre bezeichnet, an dessen Aufbau das Mesoderm Anteil hat.

ein relativ kernarmer dünner Überzug an der Darmwand. Ihr vorderer Rand ist leicht festzustellen und im Profil, wie auch auf der Fläche der Darmwand, in die Figur eingetragen. Er liegt dem Vorderrand der Somatopleura direkt gegenüber. Beide Ränder sind niemals und nirgends durch eine die Körperhöhle durchquerende Membran verbunden. Der zwischen beiden Mesodermblättern liegende Raum, den wir als Cölom (*coe*) bezeichnen können, geht also auch hier, wie in den früheren Stadien, offen in das Blastocöl (*blc*) der Larve über.

Mit diesem Zustand ist diejenige Topographie der Somato- und Splanchnopleura erreicht, welche die Höhe der larvalen Organisation bezeichnet. Wir werden auf nähere Einzelheiten, die an Schnitten wahrzunehmen sind, im folgenden, die dritte Periode behandelnden, Abschnitt eingehen. Das weitere Wachstum der Somato- und der Splanchnopleura besteht nur noch in weiterem Vorwachsen an der Rumpf- und Darmwand.

Im Anschluß an die in den beiden Fig. 53 und 55 abgebildete Entwicklung der Splanchnopleura durch freies Vorwachsen, bis die Darmwand erreicht wird, sei die Frage aufgeworfen, wie es dem Mesoderm möglich ist, frei durch das Larveninnere nach dem Darm sich vorzuschieben. Fig. 55a liefert uns die Grundlage für eine Vorstellung, die ich aber lediglich vermutungsweise aufwerfen möchte. Es zeigt sich nämlich, daß — im Schnitt gesehen — das innere Blatt oft in eine feine Linie ausläuft, die sich in dem mit Lichtgrün behandelten Präparat grün auszeichnet. Ins Räumliche übertragen heißt das: es legt sich das mesodermale Blatt der inneren Grenze eines Bezirkes an, die zwischen Darm und Larvenwand durchläuft und — wenn auch nicht immer und nicht immer regelmäßig — ungefähr dort liegt, wo die Splanchnopleura, wenn sie vorhanden wäre, müßte gesucht werden. Es ist besonders zu betonen, daß diese Linie (räumlich: diese Grenze) kein zelluläres Gebilde ist. Man findet in ihr keine Kerne. Vielleicht aber bildet sie die Grenze zwischen zwei Bereichen von verschiedener Konsistenz der in der Larvenhöhle enthaltenen Flüssigkeit. Das ist keineswegs, wie es scheinen möchte, eine so absurde Vorstellung, denn wir werden weiter unten (S. 221) auf Grund bestimmter Beobachtungen eine ähnliche Ursache für die eigentümliche Lagerung der Mesenchymmembran finden. Es wird dort auf Grund des verschiedenen färberischen Verhaltens des Raumes außerhalb und innerhalb der Mesenchymmembran der charakteristische Abstand der Membran von der Larvenwand vermutungsweise auf die Wirkung einer im außermesenchymatischen Raum enthaltenen, sich mit Farbstoffen schwach färbenden Gallerte zurückgeführt. — Etwas ähnliches dürfte vielleicht im vorliegenden Fall angenommen werden.

Die Angaben Hatscheks. Die Darstellung der Entwicklung, wie ich sie auf Grund meiner Beobachtungen eben geschildert habe, weicht naturgemäß von Hatscheks Beschreibung ab, denn der Ausgangspunkt für diese Phase der Entwicklung ist bei ihm ein segmentiertes Stadium, bei mir aber nicht. Wie schon mehrfach (S. 98 u. a. O.) erwähnt wurde, führt nach Hatschek die Bildung von Mesodermsegmenten zur Entstehung eines segmentierten Cöloms, indem dieses durch die Dissepimente in eine Reihe von Cölomeren eingeteilt wird. Diese Dissepimente erfahren nach seiner Schilderung in der vorliegenden Periode ihre Rückbildung und

wenn wir natürlich, da wir keine Segmentierung fanden, auch ihre Rückbildung nicht beobachtet haben, müssen wir doch auf einzelne Punkte der HATSCHEKschen Arbeit hinweisen. — Es handelt sich um einen Punkt, der auch für uns großes Interesse hat, um die Abgrenzung der sekundären Leibeshöhle, also des Cöloms gegen das Blastocöl. »Die inneren Dissepimente«, sagt der Autor, »welche die sekundäre Leibeshöhle des Rumpfes ursprünglich in segmentale Abschnitte trennen, lösen sich zuerst in einzelne Fäden auf und werden allmählich von einem Gewebe verästelter Zellen ersetzt, die zwischen Hautmuskelplatte und Darmfaserplatte sich erstrecken« (1880, S. 13). Das vorderste Dissepiment, welches das Cölom vom Blastocöl scheidet, bleibt offenbar am längsten erhalten; aber auch es geht noch in derselben Entwicklungsperiode zugrunde, denn an späterer Stelle schreibt HATSCHEK: »Durch den Schwund der Dissepimente tritt die segmentierte sekundäre Leibeshöhle des Rumpfes mit der primären Leibeshöhle der Kopfregion in Verbindung« (1880, S. 19). Damit ist nun, wenn auch die gesamte vorhergehende Periode der Segmentierung nicht zu Recht besteht, die Larve zu demjenigen Zustand gelangt, den auch unsere Darstellung gibt. Natürlich verliert dadurch die Verschiedenheit unserer Beschreibung ihre Bedeutung nicht, da HATSCHEK die von ihm behauptete Segmentierung, gleichgültig, ob sie bestehen bleibt oder nicht, als altes *Anneliden*merkmal gedeutet hat. — Wie wir auf S. 100 darlegten, hat SALENSKY eine Segmentierung des Mesoderms beschrieben. Wir haben auf ihre Bedeutungslosigkeit schon hingewiesen. Wie aus dem metamereren Zustand der spätere nicht mehr segmentierte Bau hervorgeht, konnte der Autor »mit Sicherheit nicht entscheiden« (1908, S. 366). Es soll sich jederseits »eine gemeinschaftliche unsegmentierte Cölomhöhle« (ib.) in Form eines platten, geschlossenen, dem Ektoderm ganz dicht anliegenden Sackes bilden, der mit dem Blastocöl noch in keinerlei Verbindung steht (vgl. seine allerdings sehr unzulängliche Fig. 17). Dabei sei die Splanchnopleura »einschichtig und endothelartig gebaut« (ib.). Es ist möglich, daß SALENSKY an seinen Schnitten jene oben genannte feine zellenlose Linie gesehen hat, in die oft die zellige Splanchnopleura ausläuft und die vielleicht einen Cölomsack vortäuschen kann. Es können aber nach meinen Präparaten keinesfalls geschlossene Cölomsäcke vorhanden sein*).

c) Die Entstehung der Mesenterien.

Für die Entwicklung des dorsalen Mesenteriums können wir uns auf die früher besprochenen Fig. 56 und 57 beziehen. Wir haben (S. 92 ff.) bereits gesagt, daß die Anlage des dorsalen Mesenteriums von der dorsalen Verschmelzungsstelle der beiden Mesodermzipfel ausgeht. Es entstand dort eine kompakte Vereinigungsstelle, die besonders deutlich in Fig. 56 und 57 zu sehen war. Wir haben dann S. 93 f. und 97 beschrieben, daß die Splanchnopleura ins Innere vorwächst bis zur Anheftung an den Darm. Die Verschmelzungsstelle der beiden Zipfel nimmt an dieser Verbindung einen besonderen Anteil: Von ihr aus bildet sich, da die

*) Möglicherweise steht diese Grenzlinie andrerseits mit SALENSKYs Annahme einer inneren Mesenchymmembran-Lamelle in Zusammenhang. Vgl. S. 80.

von beiden Seiten herkommenden Hälften der Splanchnopleura hier zusammentreffen, ein mehrschichtiger Strang, der, ebenso wie die Splanchnopleura selbst, an den Darm ansetzt. Mit dem Vorwachsen der Splanchno- und der Somatopleura am Darm und an der Rumpfwand in rostraler Richtung wird dieser Strang breiter; er wird zu einem Band, welches der Breite des Mesodermgürtels entspricht und die beiden Pleuren in der dorsalen Mediane verbindet. Es ist das dorsale Mesenterium (*dmst*) und ist in den Polansichten der Totalpräparate (Fig. 62, 63 und 72) wenigstens mit seinem Ansatz an der dorsalen Wand zu sehen und wird naturgemäß breiter mit weiterem Vorwachsen der beiden Mesodermblätter. Seine Zusammensetzung aus den ursprünglichen zwei Schichten ist meistens nicht mehr zu erkennen; es bildet vielmehr, wenigstens an der Ektodermwand, einen soliden Strang. Der Ansatz am Darm ist in den Flächenansichten nicht abgebildet. Dagegen sieht man ihn außer in Fig. 65 in der schon oben (S. 109) erwähnten Fig. 63: Die dorsale Körperwand ist hier weggelassen worden, das Mesenterium liegt infolgedessen frei; es zieht sich vom Afterdarm in der dorsalen Medianlinie am Darm nach vorn und reicht so weit wie die Splanchnopleura selbst, deren Grenze aus der Einzeichnung der Kerne auf der Darmwand zu erkennen ist.

Für die erste Entwicklung des ventralen Mesenteriums verweise ich vor allem auf Fig. 55a, an der sich seine Bildung leicht klarmachen läßt. Dort sehen wir im Querschnitt getroffen die nach dem Inneren der Larvenhöhle ziehenden Ränder der Mesodermzipfel. Wir sagten schon bei der Besprechung an früherer Stelle, daß diese Ränder weiter frei ins Innere vordringen und schließlich die Darmwand erreichen. Sie rücken gleichzeitig auch näher an die Mediane heran, aber meistens ohne in dieser selbst zur gegenseitigen Berührung zu kommen. Wenn dann die Splanchnopleura die Darmwand erreicht hat und sich auf ihr auszubreiten beginnt, stellen diese beiden Lamellen als mediane Scheidewände den Zusammenhang von Somatopleura und Splanchnopleura her und sind damit als Anlagen des ventralen Mesenteriums zu bezeichnen.

Eine Ergänzung zu Fig. 55a gibt uns die nach einer lebenden Messina-Larve gezeichnete und eine Flächenansicht vom analen Pol darbietende Fig. 61. Wir sehen die Mesenterialränder der Mesodermzipfel, einander schon ziemlich genähert, deutlich unter dem Bauchmark durchlaufen. Sie gehen nach vorn und nach der Seite in die Somatopleura, nach hinten in den analen Rand der Zipfel über.

Wie sich daraus ergibt, entsteht, wenigstens in diesen Stadien, kein eigentliches einheitliches Mesenterium. Die beiden von dem Mesodermzipfel abgehenden Lamellen, die es zusammensetzen würden, verschmelzen nicht und bleiben auch in den späteren Stadien der dritten Entwicklungsperiode größtenteils getrennt. Nichtsdestoweniger kann man sie, etwa vom Stadium der Fig. 61 an, als ventrales Mesenterium bezeichnen. Hatschek hat (1880, S. 13) über die Entstehung der Mesenterien einige Angaben gemacht, die hier erwähnt werden müssen. »Wenn die Ursegmente [des Mesoderms] . . . in der Bauch- und Rückenlinie einander treffen, so entsteht ein ventrales und ein dorsales Mesenterium, welche beide aus den Umbiegungsstellen des Darmfaserblattes in das Hautmuskelblatt sich bilden und demgemäß doppel-

schichtig . . . sind.« Ein Vergleich mit meiner Darstellung zeigt, inwieweit diese Beschreibung zutrifft. Wir haben, was mit dem HATSCHEKschen Modus in Parallele gesetzt werden kann, gefunden, daß in der Tat die Mesenterien aus den Verschmelzungsstellen der Mesodermzipfel wie (nach HATSCHEK) aus den Verschmelzungsstellen der Ursegmente hervorgehen.

3. Das Analfeld.

a) Eigene Beobachtungen.

Mit dem Namen Analfeld werden wir den hinter dem mesodermalen Gürtel liegenden Bezirk der Larvenoberfläche bezeichnen, in dessen Mitte der After liegt.

Die Mesodermzipfel reichen mit ihrem hinteren Rand nicht bis an den After heran und lassen auch nach ihrer Verschmelzung in der dorsalen Mittellinie den After und seine nächste Nachbarschaft frei. Der Grund zu dieser Erscheinung liegt darin, daß — wie zahlreiche meiner Figuren zeigen — nicht das ganze Material der ursprünglichen Mesodermstreifen zur Bildung der Zipfel verwendet wird. Das Analende der Streifen behält seine ursprüngliche Form. Die Verbreiterung des Mesoderms zum Zipfel beginnt erst weiter vorn*). Dadurch gewinnt der hintere Zipfelrand von Anfang an vom After einen bestimmten Abstand.

Da das Ektoderm nur, soweit unter ihm das Mesoderm reicht, die oben beschriebene mehr oder minder konzentrische Struktur (vgl. Fig. 51 und 62) erhält, kommt dieser hintere Rand der Mesodermzipfel auch als Grenze an der ektodermalen Außenwand zum Ausdruck. Vor ihr liegt das modifizierte, besonders auf der Ventralseite konzentrisch differenzierte Ektoderm, das wir als Rumpfektoderm bezeichnen werden; hinter ihm der Bereich unveränderten, larvalen Ektoderms, d. h. der als Analfeld bezeichnete Bezirk.

Fig. 51, 56, 58—62, 72 geben uns Beispiele für das Verhalten des Mesoderms. In Fig. 51 und 56 (u. a.), wo die Zipfel dorsal noch nicht oder eben erst verschmolzen sind, und ihr hinterer Rand vom After noch weit absteht, ist der mesodermfreie Bereich im Verhältnis zu den Zipfeln noch ziemlich groß und sagittal etwas in die Länge gezogen. In den älteren Stadien, wo die Mesodermzipfel breit verschmolzen sind, so in Fig. 62, 63 und 73, ist es stark eingeengt und ziemlich kreisrund. Seine Flächenabnahme gegenüber den jüngeren Larven ist jedoch nur scheinbar.

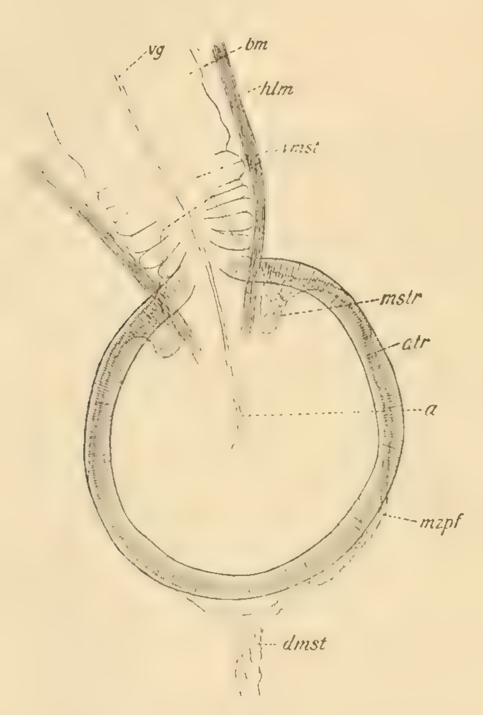
Der hinterste Larvenabschnitt steht jedoch nicht nur mit den Mesodermzipfeln, sondern auch mit anderen inneren und äußeren Organen des Hinterendes in besonderen Beziehungen

---

*) Dies entspricht, wenn wir von der Frage der Segmentierung absehen, in gewissem Sinne den von HATSCHEK und SALENSKY gemachten Angaben. Auch nach ihren Beschreibungen besteht im Verhalten zwischen den vorderen und den analen Teilen der Mesodermstreifen ein Unterschied. (Siehe HATSCHEK, 1880, S. 13 und SALENSKY, 1904, S. 86.) Die Rolle, die dabei das Analende nach den genannten Autoren spielen soll, ist allerdings eine andere. Nach meiner Vermutung verfällt es der Reduktion oder es geht allmählich in den Zipfeln auf, nach SALENSKY stellt es »eine Zone dar, in welcher das Wachstum . . . ununterbrochen vor sich geht (Wachstumszone)« (l. c.). Vgl. auch S. 136.

und zwar einerseits mit dem analen Wimperkranz, andererseits mit dem Bauchmark und den Analblasen.

Der anale Wimperkranz deckt sich ebenfalls, wenigstens in gewissen Stadien, mit dem unter ihm liegenden analen Rand der Mesodermzone. Es ergibt sich dies schon daraus, daß der anale Wimperkranz gerade an der hinteren Grenze des Rumpfektoderms entwickelt wird, und diese nach dem eben Gesagten auf den hinteren Mesodermrand fällt. In Fig. 51 und 56 ist allerdings die Übereinstimmung von Wimperkranz und Mesodermrand erst zum geringeren Teile, nämlich an der Ventralseite, vorhanden. Der Wimperkranz zieht einen bedeutend engeren Kreis, der nur auf der Ventralseite mit dem Zipfelrand zusammenfällt. Er ist in Fig. 51 als heller Reif (*atr*) im übrigen Ektoderm zu erkennen; auch für Fig. 56, wo er mit seinem ringförmigen Umriß angegeben ist, trifft dies noch zu. Man wird diese Abweichung daraus erklären dürfen, daß die Verschmelzung der Zipfel erst begonnen hat, die hintere Grenze des Mesodermgürtels dorsal also noch nicht ausgebildet ist.



Textfigur II. Flächenansicht des Anal-Abschnittes einer Larve vom Ende der II. Periode. Zeichnung nach lebendem Objekt. Vergr. 323/1. Orig. auf 3/5 verkleinert. Der hinter (in der Figur innerhalb) dem analen Rand des Mesoderms (*mzpf*) gelegene anale Körperabschnitt deckt sich mit dem vom analen Wimperkranz (*atr*) begrenzten Analfeld.

a After, *bm* Bauchmark, *dmst* dorsales Mesenterium, *hlm* hyposphäraler Längsmuskel, *mstr* Analenden der Mesodermanlagen, *mzpf* Mesodermzipfel (nur hinterer Rand gez.), *vg* ventrales Längsgefäß, *vmst* ventrales Mesenterium.

In etwas späteren Stadien aber ist die Übereinstimmung augenfällig. Ein derartiger Fall — ich habe ihn häufig beobachtet — ist in Textfig. II gezeichnet. Die Zipfel sind zu einem breiten Gürtel verschmolzen, wovon in der Figur aber nur der hintere Rand eingezeichnet ist (*mzpf*). Ziemlich genau über diesem Rand läuft der Wimperkranz (*atr*) hin.

In späteren Stadien verschwindet die Übereinstimmung wieder, und zwar deshalb, weil das Mesoderm mehr und mehr gegen den After zu vordringt. Ein Beispiel dafür bietet die oben schon erwähnte und erläuterte Fig. 63. Wir sehen da im optischen Schnitt, daß der Raum, den der Analkranz (*atr*) umschließt, wesentlich umfangreicher ist als das den Afterdarm umkleidende Mesoderm, dessen dem After nächster Punkt durch das × bezeichnet ist.

Die Beziehung des Analabschnittes, dessen Grenze wir nach dem Gesagten einerseits nach dem Rand der Mesodermzipfel, andererseits in bestimmten Stadien nach dem analen Wimperkranz bestimmen können, zum Bauchmark geht aus den Fig. 49, 51, 60, 61 und 62 und Textfig. II hervor. In allen diesen Larven endet das Bauchmark vor dem Analfeld, d. h. vor dem Wimperring und vor dem Mesodermzipfelrand. Es reicht nicht in dasselbe hinein. Die jüngste der Larven ist Fig. 49. Die Zellen des analen Wimperkranzes (*atr*) sind schon als eine

Bahn körnigen Plasmas zu sehen, deren Grenze im Umriß eingezeichnet ist. Das Hinterende des Bauchmarks liegt, wie sowohl die linke Seite in Detailzeichnung als die rechte in nur umrissener Anlage zeigt, vor dem Kranz. Der hintere, später bogenförmige Rand der Mesodermzipfel ist, da diese erst in Bildung begriffen sind, noch nicht typisch ausgebildet und setzt weiter vorn ab. In den älteren Stadien, Fig. 51 und Textfig. II, ist, wie oben gesagt, der Wimperring als Reif (*atr*) zu erkennen. Ihm liegt die hinterste Gangliengruppe dicht an. Das Bauchmark hält auch hier die Linie des Mesodermzipfelrandes inne und tritt nicht in den Analabschnitt ein. Siehe auch Fig. 60 und 61 als Belege für das Gesagte*). Dasselbe ist für das weitere Stadium von Fig. 62 zu sagen. Allerdings ist der Analrand der Mesodermzipfel hier nur noch undeutlich zu sehen, so daß er zur Bestimmung der Grenze des Analfeldes nicht zu verwerten ist. Dagegen bildet der Wimperkranz eine deutliche Marke, und dieser geht dicht hinter dem Hinterende des Bauchmarks durch. Das gleiche gilt endlich auch für die noch ältere Larve von Fig. 73. Das Mesoderm zwar hält, wie oben bemerkt, die Linie des Wimperkranzes und damit den Umriß des Analfeldes nicht mehr ein, sondern es hat sich darunter durch näher an den Afterdarm gezogen. Zwischen dem Wimperkranz und dem Bauchmark aber besteht immer noch die angegebene Beziehung. (Es ist lediglich der Wimperkranz dort, wo das Bauchmark anstößt, etwas eingebuchtet, wodurch es scheint, als träte das Bauchmark etwas in den Bereich des Kranzes über.)

Zusammenfassend können wir folgendes Ergebnis zusammenstellen: Der aus den Mesodermzipfeln sich entwickelnde Gürtel reicht ursprünglich nicht bis zum After. Vielmehr stellt er eine in den mittleren Stadien regelmäßige gürtelförmige Zone dar, die am Hinterende der Hyposphäre einen Bereich frei läßt, welcher keine Mesodermauskleidung besitzt, und dessen Umfang sich deckt mit dem an der Außenfläche ausgebildeten Wimperkranz. Der hintere Mesodermrand entspricht in diesen Stadien sonach dem durch den Wimperkranz äußerlich umgrenzten Abschnitt, dem Analfeld, in dessen Zentrum der After ausmündet. Erst später tritt die Mesodermauskleidung im Innern näher an den Afterdarm heran. Das Analfeld bleibt äußerlich jedoch bestehen.

b) Vergleich mit dem Endsegment Hatscheks.

Wir müssen unser Ergebnis mit den Angaben Hatscheks über die Mesodermentwicklung vergleichen. Er unterscheidet an der Larve mit ausgebildeter Segmentierung (vgl. seine Fig. 4) einen »Kopfabschnitt«, ferner »15 Metameren« und ein »Endsegment«. »Das letztere unterscheidet sich dadurch von den Metameren, daß der Bauchstrang nicht bis in dasselbe hineinreicht, da er schon im letzten Metamer endet« (S. 13). Ferner geht aus seinem Text und seinen Figuren (1880, S. 7, 16, Fig. 4 und 31) auch hervor, daß die vordere Grenze des Endsegments mit dem analen Wimperkranz zusammenfällt. Beide Charaktere gelten, wie wir

*) Fig. 58 und 59, Zeichnungen nach dem Leben, sind in dieser Beziehung nicht genau. Für die Larve der Fig. 59, die in konserviertem Zustand in Fig. 57 abgebildet ist, konnte das Gesagte nachträglich nachgewiesen werden.

gesehen haben, auch für unser Analfeld. Wir werden später als drittes gemeinsames Organ auch noch die Analblasen zu erwähnen haben.

Somit gelten für das Hatscheksche Endsegment genau die gleichen Charaktere wie für den Analabschnitt unserer Larven. Beide sind zu identifizieren. In unseren Auffassungen aber besteht ein wesentlicher Unterschied: Nach Hatschek ist auch das Endsegment eine vom Mesoderm ausgehende Bildung. Nach unseren Beobachtungen aber entsteht das Analfeld gerade dadurch, daß das Hinterende des Larvenkörpers vom Mesoderm frei bleibt. Es wird damit der schon von Hatschek zwischen der mittleren Zone und dem Hinterende der *Echiurus*-Larve aufgestellte Gegensatz ein mehr fundamentaler, in der Beteiligung des Mesoderms begründeter.

III. Entwicklungsperiode.

In dieser Periode treten in der Entwicklung der Larve zwei weitere charakteristische Organe auf, welche bereits (wie auch die Bauchborsten) als Wurmorgane im eigentlichen Sinne zu betrachten sind: die analen Borsten und die Analblasen.

Von den übrigen in diesem Kapitel beschriebenen Organentwicklungen gehören manche, so die Entwicklung des Flimmerapparates, schon in die vorhergehende Periode. Aus Zweckmäßigkeitsgründen sind sie hier eingeordnet. Es ist ja überhaupt die Einteilung der Entwicklungsperioden nur um der Übersicht willen vorgenommen worden. Mit den Stadien dieser Entwicklungsperiode erreicht die larvale Organisation ihren Höhepunkt. Es ist deshalb eine eingehende Berücksichtigung aller Organe geboten, zumal uns die Organisation der Larve in dieser Periode den Ausgangspunkt für die Metamorphose gibt.

A. Topographische Übersicht.

Ich schicke hier der Besprechung der einzelnen Organe wieder eine Übersicht voraus. Man vergleiche dafür vor allem das Organisationsbild in seitlicher Ansicht, Fig. 77, den Sagittalschnitt, Fig. 65, und das Bild einer Ansicht vom Analpol, Fig. 73.

Die Form der Larve ist immer noch ungefähr dieselbe wie in jüngeren Zuständen: Eine Kugel, deren obere Hälfte, die Episphäre, von der unteren Hälfte, der Hyposphäre, durch den Gürtel der Wimperkränze (Fig. 77, *prtr.potr*) geschieden wird. Den Scheitel der Episphäre nimmt die Scheitelplatte (*schpl*) ein. Unter ihr liegt das Cerebralganglion (*cgl*) von der Form eines breiten Bogens, der in die Commissuren unmerklich mit allmählicher Verschmälerung übergeht (vgl. Fig. 77).

Die adorale Flimmerzone (Intertrochalzone nach Salensky [1904, S. 12f.]) wird von den uns schon bekannten präoralen und postoralen Wimperkränzen begrenzt (Fig. 77 und 65, *prtr* und *potr*, Prototroch und Mesotroch Salenskys). Dazu kommt (vgl. S. 59) noch ein

nahe und parallel dem postoralen Kranz verlaufender dritter Ring schwächerer Cilien, der Metatroch SALENSKYS (1904, S. 12f.). Man betrachte dafür Fig. 4 bei HATSCHEK und meine Fig. 70. Außer diesen Wimperkränzen ist endlich noch der anale Wimperkranz (*atr*, Fig. 63 73, u. a.) zu erwähnen, der, wie wir sahen, äußerlich die Grenze des Analabschnittes bezeichnet.

Die Hyposphäre wird zu einem großen Teil von der Rumpfanlage eingenommen. Diese besitzt ein dickes Ektoderm, eine mesodermale Schicht und zwischen beiden mehrere Muskellagen. Sowohl in der Hyposphäre wie auch in der Episphäre zieht sich unter der ektodermalen Larvenwand in charakteristischem Abstand die Mesenchymmembran (Fig. 65 und 77, *mym*) hin. Nur in der Mundgegend, an der Scheitelplatte und im Bereich der Rumpfanlage legt sie sich dicht an das Ektoderm an (vgl. Fig. 65).

Am ventralen Vorderrand der Rumpfanlage liegen die beiden großen ventralen Borsten (Fig. 77, *b*). Am Hinterrand finden wir dicht vor dem analen Wimperkranz die beiden Ringe der analen Borsten (Fig. 73, *aab* und *iab*).

In der ventralen Mediane liegt das Bauchmark, jetzt von mächtiger Ausdehnung (Fig. 73 und 77, *bm*). Es beginnt außerhalb des Analfeldes kurz vor dem After (*a*) und gabelt sich (vgl. Fig. 73 und 77) vor der Mundöffnung in die beiden den Vorderdarm umfassenden und nach dem Cerebralganglion hinlaufenden Commissuren (*co*). Hinter dem Analende des Bauchmarkes, innerhalb des vom analen Wimperkranze eingefaßten Analabschnittes und symmetrisch zur ventralen Mediane sitzen die zwei Analblasen (Fig. 73 und 77, *abl*). Es sind Organe, wie der Name besagt, von blasenartiger Form, die in den After einmünden und durch je einen Trichter mit der Körperhöhle in Beziehung stehen.

Vom Vorderrand der Rumpfanlage gehen (siehe Fig. 77) in der ventralen Mittellinie das ventrale (*vmg*), in der dorsalen das dorsale Mesenterialgefäß (*dmg*) ab, die beide zum Darm laufen und an ihn ansetzen. Außer diesen beiden Gefäßen ist schon vorher (in der zweiten Periode) auch das ventrale Längsgefäß oder Bauchgefäß (*vg*) dem Bauchmark entlang entwickelt. Wir sehen es in Fig. 60, 61 und 62 eingezeichnet. (In Fig. 73 wurde es weggelassen; in Fig. 77 ist es vom Bauchmark verdeckt.

Der Darm besteht aus den uns schon wohlbekannten drei Teilen: dem Ösophagus (*oe*), dem Mitteldarm mit den beiden Abschnitten: Ösophagealkammer (*oek*) und Rektalkammer (*rk*) und dem Afterdarm oder Enddarm. Den Hauptanteil am ganzen Traktus hat die Ösophagealkammer. Man vergleiche dafür Fig. 65 und 77.

Endlich sind noch in dem zwischen Rumpfanlage und Trochus liegenden Gürtel die Protonephridien gelegen, deren Mündungen zur Orientierung in Fig. 62 (*pnd*) eingezeichnet sind.

B. Ektodermale Bildungen.

Ich beginne mit einem Sagittalschnitt, der durch eine Larve gelegt wurde, welche etwas weiter als Fig. 62 entwickelt ist. Er ist in Fig. 65 abgebildet.

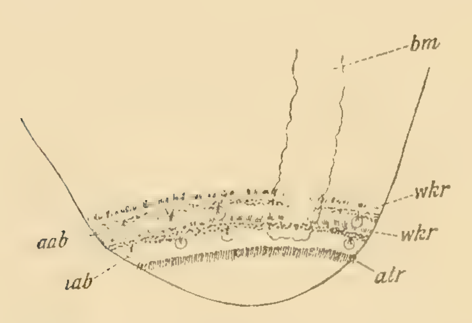
1. Die larvale Epidermis, d. h. das Ektoderm der Episphäre und des vor der Rumpf-

anlage*) gelegenen Teiles der Hyposphäre, hat sich, verglichen mit den früheren Stadien, nicht wesentlich verändert. Es sind abgeplattete Zellen mit einer Cuticula. Diese ist allerdings in Fig. 65 bei der verhältnismäßig geringen Vergrößerung (88fach) nicht zu sehen. Über die von SALENSKY genau beschriebenen Drüsen der Scheitelplatte und der Trochregion habe ich bereits auf S. 104 einiges erwähnt. Sie sind jetzt außerordentlich zahlreich geworden.

Übrigens sind auch sonst im Ektoderm zahlreiche Drüsen zerstreut.

Wir finden ferner (Fig. 65) an Hyposphäre wie an Episphäre eine Bewimperung, jedoch keine gleichmäßige. Vielmehr tragen, wenn wir von der ventralen Flimmerrinne an der Hyposphäre absehen, Cilien nur einzelne Zellen (*wz*). Es hat manchmal den Anschein, als stünden sie in Kreisen um die Scheitelplatte herum. Doch habe ich darüber keine sicheren Resultate erlangt.

Die Rumpfepidermis, d. h. das Ektoderm der vom Mesoderm ausgekleideten Zone der Hyposphäre, ist wesentlich komplizierter gebaut. Sie ist, wie Fig. 65 und deutlicher Fig. 64 74 u. a. illustrieren, stark gefaltet und sehr viel zellenreicher als das larvale Ektoderm. Ihre Zellen sind hoch und von unregelmäßiger Form. Die Bewimperung erstreckt sich nicht auf die ganze Rumpfepidermis gleichmäßig. Es treten, wie bereits HATSCHEK beschrieben hat (vgl. 1880, S. 13 und 21), segmentale Wimperkränze auf. »Außer den oralen Flimmerapparaten und dem hinteren Flimmerkranz«, sagt der Autor, »finden wir noch in der Rumpfregion segmental sich wiederholende Wimperreifen« (1880, S. 21). Wir sehen die zwei hintersten dieser Wimperringe in Textfig. III, der Abbildung des Hinterendes einer Larve dieser Periode. Zugleich zeigt uns dieFigur auch die charakteristische Anordnung des grünen Pigments. Es bildet, wiederum in Übereinstimmung mit HATSCHEK, »im Rumpfe schmale, ringförmige Streifen«, die mit den Wimperreifen abwechseln. Außerdem sehen wir endlich im Rumpfektoderm ringförmig verlaufende in ihrer Anordnung den Gangliengruppen ziemlich gut entsprechende Zellenstränge. Man sieht sie in Fig. 73 und besser in Fig. 62. Sie treten, was mit früheren Erfahrungen (vgl. Fig. 51) übereinstimmt, auf der Ventralseite noch stärker und regelmäßiger hervor als dorsal. Die Ursache dafür liegt darin, daß diese Ektodermdifferenzierungen im Anschluß an die Mesodermentwicklung der Rumpfanlage stattfinden, welche, wie wir wissen, von der Ventralseite ausgeht.



Textfigur III. Ventrale Außenansicht des Hinterendes einer lebenden Larve der III. Periode. After weggelassen.
aab Analborsten des äußeren, *iab* des inneren Kreises. *atr* analer larvaler Wimperkranz, *bm* Bauchmark, *wkr* (sekundäre) Wimperkränze der Rumpfanlage; die zwischen den Wimperkränzen liegenden Granulazonen sind Ringe grünen Pigments (hier schwarz reproduziert).

Die Wimperkränze. Es genügt, summarisch auf die Figuren, die sie zeigen, hinzuweisen, zumal ich HATSCHEKS trefflicher Darstellung nicht das mindeste hinzuzufügen habe

*) Als Rumpfanlage ist derjenige Teil der Hyposphäre bezeichnet, an deren Aufbau das Mesoderm teilnimmt. Aus ihr entwickelt sich der größte Teil des Wurmrumpfes.

und außerdem schon in der Topographie einiges gesagt habe. Er gibt eine sehr gute Abbildung in seiner Fig. 4; unter unseren Figuren sei auf Fig. 65 verwiesen. Auf der Dorsalseite sind beide Kränze des Trochus (*prtr* und *potr*) als deutliche Querschnitte zu sehen, auf der Ventralseite nur der präorale. Der postorale geht in der mit Cilien besetzten Bauchrinne fast ganz auf und tritt dort nur schwach hervor. Die ganze Ventralseite des Schnittes bis zum Rumpf ist, da er die Bauchrinne trifft, ziemlich gleichmäßig bewimpert (in der Reproduktion nicht so deutlich wie im Präparat). Der zweite schwächere postorale Kranz (Metatroch nach SALENSKY) ist an dem Schnittbild, Fig. 65, nicht zu erkennen, wohl aber im Präparat selbst, außerdem in Fig. 70 nach dem lebenden Objekt. Er ist besonders an Totalpräparaten, die in Flemmingschem Gemisch fixiert wurden, deutlich zu erkennen.

Auf den histologischen Bau der Wimperkränze habe ich keine besondere Untersuchung gerichtet. Manches geht aus den für die Beschreibung der Ringnerven gezeichneten Bildern hervor (S. 66 ff.). Man sehe im übrigen SALENSKY ein (1904, S. 23 ff.).

2. Das Nervensystem. Das Nervensystem bestand in den früheren Stadien aus dem Cerebralganglion, der Scheitelplatte, dem Bauchmark, den Ganglien in der Mundgegend, den diese drei Teile jederseits verbindenden Commissuren, den beiden Trochalnerven und den Ösophagealnerven. Wir finden jetzt noch eine weitere Bildung, ein System schwächerer Radialnerven, die vom Cerebralganglion aus über die Episphäre bis in die Hyposphäre hinab in ungefähr meridionalen Linien ausstrahlen. Ihnen ist die nachfolgende Darstellung gewidmet. Die übrigen Bestandteile brauchen nur kurz an Hand der Figuren zitiert zu werden.

a) Über das Cerebralganglion (*cgl*) ist weiter nichts zu sagen. Sein Bau hat sich gegenüber den früheren Stadien nicht verändert. Die Masse des Nervengewebes ist natürlich größer geworden. Die Commissuren, die wir früher als noch sehr dünne Streifen kennen lernten, sind jetzt breite Bahnen. Ich verweise für das Cerebralganglion (*cgl*) auf Fig. 65 und 77, für die Commissuren (*co*) auf Fig. 73. Ein genaueres, stärker vergrößertes Bild von ihnen ist in Fig. 66 gezeichnet, einer etwas jüngeren Larve, deren Borsten wir bereits in Fig. 64 kennen lernten, entnommen. Charakteristisch sind die an dem Commissurstrang sitzenden, knotenförmigen Gruppen von Nervenzellen (*nz*), die nur an der am Mundwinkel vorbeiführenden Strecke fehlen. Sie sind schon bei HATSCHEK beschrieben. Für die weiteren Teile der Fig. 66 siehe die Figurenerklärung.

b) Das Bauchmark. Das Bauchmark (*bm*) hat auf dem vorliegenden Stadium eine hohe Entwicklung erreicht. Wir finden jetzt einen kontinuierlichen Strang und keine gesonderten Ganglienzellenknoten mehr. Den Verlauf und die Lage des Bauchmarks mag man aus Fig. 73 ersehen. Fig. 65 gibt es uns in einem Längsschnitt. Es ist auffallenderweise nicht gerade gestreckt, sondern ganz ähnlich wie das Ektoderm gefaltet. Bereits SALENSKY hat von diesen Verhältnissen 1908 (S. 323 ff.) eine gute Schilderung gegeben. Seinen Beobachtungen nach stellt »jede Falte . . . eigentlich ein Ganglion dar« (S. 324). Die Länge des Bauchmarks und Ektoderms ist der Faltung entsprechend derjenigen des Rumpfes im ganzen überlegen, und zwar handelt es sich dabei um eine typische Erscheinung, nicht etwa nur um Kontrak-

tion oder um Verkümmerung der Rumpflänge, wie sie bei in Standgläsern gehaltenen Tieren vorkommen kann. Die Larve der Fig. 65 ist einem Material entnommen, welches sofort nach dem Fang in Flemmingschem Gemisch fixiert wurde. — Ich habe diese Faltung in allen älteren Larven gefunden, nicht aber in den jungen und auch nicht in den ganz alten (metamorphosierten) Tieren, wo das Bauchmark gerade gestreckt ist. Eine Übereinstimmung der äußerlichen Segmentierung des Rumpfes mit besonderen Abschnitten des Bauchmarks ist nicht nachzuweisen. Auch Hatschek gibt ähnlich an: »Der Bauchstrang zeigt wohl auch eine regelmäßige segmentale Wiederholung von Gangliengruppen, aber dieselben sind . . . so wenig markiert, daß man nach diesen wohl kaum die Anzahl der Segmente mit Sicherheit bestimmen könnte« (1880, S. 14). Von der Auffaltung des Bauchmarks erwähnt der Autor nichts, und es ist anzunehmen, daß ein guter Teil seiner »Gangliengruppen« in solchen Falten besteht. Ich habe öfter beobachtet, daß Bauchmarkstränge, die am lebenden Tier und in Flächenansicht Gangliengruppen zeigten — entsprechend Hatscheks Fig. 4 —, sich auf Schnitten als stark gefaltet entpuppten.

Nach Hatschek beteiligt sich außer den Gangliengruppen auch die Bauchrinne in hohem Maße am Aufbau des Bauchmarks, dessen »Mittelstrang durch eine Faltung der Epithelrinne [Bauchrinne] entsteht« (1880, S. 14). Schon Salensky hat (1908, S. 320) die Unrichtigkeit dieser Darstellung nachgewiesen.

c) Die trochalen Ringnerven. Die Faserstränge dieser Nerven und zwar ganz besonders des präoralen sind gegenüber früheren Zuständen kräftiger geworden. Da ich bei der ersten Entwicklungsperiode (S. 67) eine eingehende Beschreibung geliefert habe, kann ich hier weitere Angaben weglassen. Auch über die Ösophagealnerven ist nichts weiter zu sagen.

d) Die radialen Nerven der Larvenwand. Über diese Nerven muß ich, da sie erst in dieser Periode deutlich hervortreten und bisher von keinem Autor beschrieben wurden, Genaueres berichten. Die Untersuchungsmethode für das besondere topographische Studium dieser Nerven war die folgende: Die Larve wurde zuerst im lebenden Zustand zwischen zwei Deckgläsern in der Richtung Scheitelplatte—After gepreßt. Durch die Pressung wird Episphäre und Hyposphäre abgeplattet. Diese werden dadurch übersichtlich und für die Betrachtung mit Immersionslinsen zugänglich. Dann wurde, immer unter Deckglas, das Tier mit Osmiumsäure fixiert*). Die Cerebralganglien treten bei dieser Behandlung dunkel aus dem Komplex der Blasenzellen hervor; die Nerven werden als bräunliche Bahnen mehr oder minder deutlich.

In Fig. 67 ist die Larve eines solchen Präparates in der Ansicht von der Scheitelplatte her gezeichnet. Das Tier wurde nicht ganz genau in der Achse, sondern zufällig etwas schief gepreßt, so daß der Trochus (*tr*) nicht in ganzer Ausdehnung in einem optischen Horizont liegt. Er läuft in der unteren Hälfte der Figur, wo der Mund liegt, an der oberen Fläche,

*) Die Fixierung darf nicht länger als einige Minuten dauern. Dann muß sie in Wasser ausgewaschen werden (mehrere Stunden). Die Nerven lassen sich sowohl im Wasserpräparat, wie auch in Balsam ziemlich gut verfolgen.

in der gegenüberliegenden Hälfte aber an der unteren Fläche des Präparates durch. Den Verlauf des Cerebralganglions (*cgl*) und der Commissuren (*co*) kennen wir bereits. Das Cerebralganglion bildet einen Bogen im Drüsenfeld der Scheitelplatte. Die Commissuren ziehen von ihm aus, den Mund umfassend, zum Bauchmark. Dieses ist — da es an der unteren Seite des Präparates liegt — nur in schwachen Umrissen und etwas schematisiert eingezeichnet (*bm*). In dem außerhalb des Commissurbogens liegenden Abschnitt der Episphäre verlaufen vier Nerven, zwei breitere (als ran_1 und ran_2 bezeichnet) und zwei schmälere. Ihre Wurzeln am Cerebralganglion sind zwischen den Drüsen des Scheitelfeldes hindurch mit starken Vergrößerungen zu verfolgen. Am weitesten konnten die beiden breiteren Radialnerven ($ran_{1 \text{ und } 2}$) über die Larvenwand hinab verfolgt werden. Sie reichen bis in die Hyposphäre hinunter*), und zwar treten sie dort auch in Rumpfanlage ein, die in Fig. 67 als getontes Feld mit der charakteristischen konzentrischen Struktur und dem ihre Mitte einnehmenden After (*a*) eingezeichnet ist. Die Nerven enden erst in der Nähe des Afters; sie stellen also vom Scheitelpol bis zum Analpol durchgehende, ungefähr in Meridianen verlaufende nervöse Bahnen dar. Von den schmäleren Nerven ist einer verzweigt; der andere ist nur eine kurze Strecke verfolgbar. Beide reichen nur über die Episphäre bis in die Gegend des Trochus und treten nicht in die Hyposphäre ein.

In Fig. 67a ist ein kurzes Stück eines der radialen Nerven aus einem anderen Präparat stärker vergrößert abgebildet und zum Vergleich bei gleicher Vergrößerung ein Stück Commissur daneben gestellt (Fig. 67b). Die Radialnerven bestehen, soweit ich feststellen konnte, nur aus Faserbündeln. Sie zeigen mit Osmium immer die für die Nervenfasern charakteristische braune Tönung. Ihre nervöse Natur unterliegt danach keinem Zweifel. Ganglienknoten, wie sie für die Commissur typisch sind, finden wir nicht. Die Stärke der Bündel ist in den Radiärnerven, wie die Vergleichsfigur (67b) der Commissur zeigt, immer beträchtlich geringer als diejenige der Commissur.

Ich habe mir ziemlich viel Mühe um die Frage gegeben, ob diese Radialnerven eine bestimmte Anordnung haben oder nicht, ohne aber zu einem Resultat zu kommen. Fig. 67 und eine Reihe ähnlicher nicht reproduzierter Zeichnungen könnten die Vermutung nahelegen, daß ein System von vier starken Nerven vorhanden ist, die von der Scheitelplatte bis in die Rumpfanlage, also durch die ganze Larve ziehen und auch eine symmetrisch vierstrahlige Stellung einnehmen. Zwei davon hätten als Commissuren eine besondere Weiterentwicklung erfahren, die zwei anderen wären die beiden beschriebenen starken Radialnerven. Es ließ sich jedoch nicht entscheiden, ob wirklich immer eine ganz bestimmte Zahl stärkerer Radialnerven vorhanden ist. Ich fand — die Commissuren abgerechnet — meistens zwei,

*) Es ist ziemlich schwierig, die unter dem Trochus durchgehende Nervenstrecke sicher nachzuweisen. Immerhin ist dies durch die direkte Beobachtung bei ran_1 ziemlich einwandfrei gelungen. Außerdem kann man die Zusammengehörigkeit der in der Episphäre und in der Hyposphäre verlaufenden Stücke durch ihre entsprechende Lage nachweisen: das episphärale Stück tritt an der gleichen Stelle unter dem Trochus ein, wie das hyposphärale, so daß die Zusammengehörigkeit sicher ist, wenn auch die Kontinuität nicht nachzuweisen war.

selten drei von stärkerem Kaliber, aus deren Lage eine gewisse Symmetrie herausgelesen werden könnte. Dazwischen aber finden sich dünnere, schwerer wahrnehmbare Stränge in variabler Zahl, mit ziemlich unregelmäßig sich schlängelndem Verlauf und mitunter mit Verzweigungen. So ist wohl zu vermuten, daß es lediglich von Zufälligkeiten der Wahrnehmbarkeit abhängt, ob man zwei, drei oder mehr kräftigere Radialnerven findet, je nachdem die etwas dünneren Stränge schwer oder leicht zu sehen sind, und daß auch die Zahl der stärkeren Stränge von der zufällig stärkeren oder schwächeren Ausbildung oder Sichtbarkeit des ganzen Systems abhängig ist.

Hatschek hat von einer Innervierung, wie ich sie geschildert habe, nichts beschrieben. Auch die eingehende Darstellung des Nervensystems von Salensky, die ich im vorigen Kapitel gewürdigt habe, ermangelt in dieser Richtung irgendwelcher Angaben.

3. Die analen Borsten.

Wir haben die Entstehung der ventralen Borsten, die im vorderen Teile des Rumpfes liegen, im vorigen Kapitel behandelt und in Übereinstimmung mit Spengel ihre Entwicklung aus dem Ektoderm festgestellt.

Es ist ganz dasselbe von den analen Borsten zu sagen. Ihre Anordnung wurde schon in der topographischen Übersicht erwähnt. Sie liegen — in Übereinstimmung mit den neuerdings gemachten Angaben Spengels (1912b) — in zwei Ringen, einem äußeren und einem inneren, dicht vor dem analen Wimperkranz. Diese Ringe sind auf der Ventralseite offen. Der das Bauchmark enthaltende Bereich besitzt keine Borsten. Die Borstenzahl des äußeren Ringes beträgt in Fig. 73 acht, diejenige des inneren kann noch nicht sicher angegeben werden; sie beträgt etwa sechs oder sieben. Fig. 73 zeigt alle Analborsten noch als junge Anlagen. Dabei sind diejenigen des äußeren Kranzes (*aab*) denjenigen des inneren Kranzes (*iab*) in der Entwicklung stets voraus, was schon aus der Größe der Anlage zu sehen ist.

Im übrigen verweise ich auf Hatscheks Darstellung, über die ich nicht weiter hinausgekommen bin. Die von ihm beschriebene Beziehung der Borstenringe zu den »beiden letzten Metameren«, nämlich »dem 14.« und »dem 15. Rumpfsegmente« (1880, S. 16) fällt natürlich dahin, da diese Segmentierung, wenigstens im Mesoderm, nicht existiert. Soweit sich seine Angaben auf die nur äußerliche Bildung von Pigment- und Papillenringen erstrecken und die Lage der Borstenringe darnach bestimmen, bestehen sie zu Recht. In Textfig. III (S. 118) ist das Hinterende einer Larve abgebildet, die genau den von Hatschek gelieferten (Fig. 5 und 31) entspricht. Sie zeigt die typische Anordnung der Borstenringe vor dem analen Wimperkranz und zwischen den zwei hintersten grünen Pigmentringen, deren sich eine größere Zahl an der Rumpfzone ausbildet. Die Larve steht am Ende der vorliegenden Entwicklungsperiode.

Ich sehe von der Abbildung der jüngsten Entwicklungsstadien, welche die Bildung der Borstensackanlage als Ektodermknospe zeigt, ab. Wir haben solche bei den ventralen Borsten

kennen gelernt. Dagegen habe ich in Fig. 68 ein etwas älteres Stadium gezeichnet. Die beiden in ihr abgebildeten Borstensäcke von einer Larve, ungefähr vom Zustand der Fig. 73 und 65, gehören beide dem äußeren Borstenring an. Ich habe die Figuren im Zusammenhang mit den ventralen Borsten besprochen und kann auf jene Stelle (S. 106) verweisen.

Im Zusammenhang mit der Topographie der analen Borsten steht eine Kontroverse zwischen SALENSKY und HATSCHEK, die zwar schon im ersten Hauptteil besprochen wurde, aber doch hier wieder herangezogen werden muß. HATSCHEK, der die Messinenser Larve untersuchte, fand zwei Borstenkränze. Ich kann diese Angaben bestätigen. SALENSKY fand (1876, S. 324) an der Neapler Larve nur einen. Diese Verschiedenheit war für mehrere Autoren der Hauptgrund, die beiden Larven zwei verschiedenen Spezies zuzuweisen. Seither hat aber SALENSKY selbst (1908, S. 312 Fig. 6) zwei Borstenkränze beschrieben, ohne jedoch die Kontroverse zu berühren*). Außerdem geht ein gleiches auch aus den Angaben SPENGELS und aus meinen Beobachtungen hervor. Ich zitiere die einschlägige Stelle der SPENGELschen Arbeit (1912 b). »Ich kann«, sagt dort auf Grund von Studien aus den achtziger Jahren der Autor, »auf Grund eigener Beobachtungen mit voller Zuversicht die Überzeugung vertreten, daß mit der Larve des Golfes von Neapel die Messinenser Larve identisch ist. . . . Daß Unterschiede in bezug auf die Borstenzahl nicht existieren, ist vollkommen sicher« (1912, S. 194 f.)**.

C. Der Darm.

Ich bespreche in diesem Abschnitt außer den entodermalen Darmteilen auch den Anfangs- und Enddarm, obgleich diese, wie wir schon wissen, ektodermaler Herkunft sind.

Über die Differenzierung des Darmes gibt uns Fig. 65 genaue Auskunft.

1. Über den Ösophagus (*oe*) brauche ich nicht viel Worte zu verlieren. Fig. 77 zeigt ihn in topographischer Ansicht, Fig. 65 gibt einen Längsschnitt und die früher (S. 71) besprochene Fig. 47 gab einen Querschnitt, der allerdings noch der zweiten Entwicklungsperiode angehört. Auch die Schnittserie der Fig. 65 zeigt wie die früheren Stadien, daß der den Ösophagus bedeckende muskulöse Überzug (*oerm*) nur von Mesenchym, nicht aber von Mesoderm gebildet wird, denn das Mesoderm liegt weit hinter der Mundgegend: die Splanchnopleura an der hinteren Grenze der Ösophagealkammer des Mitteldarms, die Somatopleura dicht vor den Borsten, wo sich die Mesenchymmembran von der Körperwand abhebt. Die Lage der ganzen durch mehrere Schnitte gehenden Borste ist in der Figur punktiert eingezeichnet. Der ganze Ösophagus ist im Innern von einem dichten Belag langer Wimpern ausgekleidet (Fig. 47).

*) In seiner Arbeit 1904 hat SALENSKY über die Topographie der Analborsten keine Mitteilungen gemacht.

**) Auch SENNA (1908, S. 42) hat an einem alten Larvenstadium aus Messina zwei anale Borstenkränze beobachtet. Er glaubte aber auf Grund dieses Merkmals eine andere Larve als die von SALENSKY beschriebene vor sich zu haben.

2. Der Mitteldarm. Die Wandung der Ösophagealkammer (Fig. 65, *oek*) besteht aus zumeist ziemlich flachen, unregelmäßig geformten Zellen, unter denen zahlreiche, besonders an der Dorsalwand, stark vergrößert sind und lappenförmig in das Kammerlumen vorspringen. Sie enthalten, wie schon HATSCHEK (1880, S. 21) erwähnt, Fetttropfen, die in Fig. 65, einem mit Flemming konservierten Objekt, schwarz hervortreten. Diese Zellen sind von SALENSKY (1904, S. 56) als Saftzellen eingehend beschrieben worden. Ob dieser Name durch eine entsprechende Funktion gerechtfertigt ist, bleibe dahingestellt. Ich verweise im übrigen für den histologischen Bau der Wandung auf SALENSKYS genannte Arbeit.

Einen Mesodermbelag besitzt, was besonders betont sei, auf diesem Stadium die ösophageale Kammer noch nicht.

Die rektale Kammer (Fig. 65, *rk*) hat eine anders differenzierte Wandung. Öl- oder Fetteinschlüsse finden wir nur wenige. Die Zellen der Dorsalseite sind klein, hoch und ungefähr prismatisch (vgl. auch SALENSKY, 1904, S. 58). Die Ventralseite wird von einem besonderen Organ, dem Flimmerapparat (*fl*), eingenommen, zu dessen ausführlicher Beschreibung ich weiter unten kommen werde.

Die Mitteldarmklappe (*kl*) habe ich in einem früheren Kapitel beschrieben und dort hervorgehoben, daß sie zuerst nur aus einer Zellschicht besteht. In dem vorliegenden Stadium ist sie zumeist zweischichtig geworden. Hervorzuheben ist endlich noch, daß die rektale Kammer an ihrer ganzen Oberfläche von der Splanchnopleura (*sppl*) überzogen wird.

Der Enddarm oder Afterdarm (Fig. 65 *ad*) ist kurz und für gewöhnlich eng, aber stark erweiterbar. Seine Wandungen bestehen aus unregelmäßigen dicht gedrängten Zellen. Er ist vom analen Sphincter (Fig. 65 *arm*), einem schon öfter erwähnten Ring von Muskeln umgeben, die naturgemäß bei stärkerer Vergrößerung viel deutlicher als in der Übersichtsfigur 65 zur Geltung kommen.

Der Flimmerapparat der Rektalkammer.

Ich habe den Flimmerapparat im ersten Abschnitt (S. 73) nur flüchtig besprochen. Er war dort eine einfache Schleife. Jetzt hat er einen komplizierteren Verlauf und Bau; es sei nun die Darstellung nachgeholt. Die Topographie geht aus Fig. 70 hervor, die eine nach dem Leben gezeichnete Larve etwa aus der dritten Entwicklungsperiode in frontaler Ansicht abbildet. Der Mitteldarm ist nur im Umriß angegeben. Man beachte besonders die Mitteldarmklappe (*kl*), welche eine schiefe Scheidewand zwischen den beiden Darmkammern bildet. Vom Vorderdarm ist nur die breite Mundöffnung (*m*) gezeichnet. Wir sehen nun den Flimmerapparat (*fl* im Afterdarm beginnen, dann in der ventralen Mittellinie gegen die vordere Grenze der Rektalkammer laufen und endlich nach rechts eine ziemlich stark mäandrische Schleife bilden. Die beiden Schenkel der Schleife haben einen parallelen Verlauf. Der in die Mediane zurückkehrende Teil mündet dicht an der Mitteldarmklappe in die Ösophagealkammer aus.

Wir haben schon bei unserer Beschreibung des Flimmerapparates in den jungen Larven gesagt, daß die Schleife in ihrem ganzen Verlauf, nur von der vorderen Mündung abgesehen, in der Rektalkammer liegt. Dasselbe läßt sich hier sagen: sie verläuft in einem außen an der Ösophagealkammer hinaufreichenden Lappen der Rektalkammerwand mit engem Lumen. Je älter die Larve wird, desto mehr Windungen werden angelegt. Die Lage der Mündung in die Ösophagealkammer aber wird davon nicht berührt. Fig. 70 und 79 geben solche weiter vorgeschrittene Stadien. Über den feineren Bau des Flimmerapparates geben uns Fig. 69 und 69a Auskunft, die einer Larve etwa aus der dritten Entwicklungsperiode angehören. Fig. 69 zeigt bei schwächerer Vergrößerung einen Querschnitt durch denjenigen Teil der Rektalkammer, an dem die Mäander verlaufen. Sie enthält naturgemäß den Kanal (*fl*) in mehreren Durchschnitten entsprechend seinen Windungen, und zwar trifft ihn der Schnitt im linken Figurenteil mehrfach quer (bei *flz*), an der unteren Seite der Figur dagegen schief. Die Mitteldarmklappe (*kl*) besitzt in dieser Larve nur unvollkommene Ausbildung — rechts unten ist ein Stück zu sehen. Von der Wandung der Ösophagealkammer sind nur die Ansätze (*oekw*) in die Figur aufgenommen.

Das Bild zeigt deutlich, wie die Flimmerzellen zwischen den großen blasigen Zellen der Wandung (*blz*) tief innen sitzen und durch diese vom Darm abgesondert werden. Man kann an den Blasenzellen nur die Zellwände und wenige Plasmastränge, sowie hie und da einen Kern wahrnehmen — siehe den rechten Teil der Figur mit drei Blasenzellkernen (*blzk*).

In Fig. 69a sind zwei der oben in Fig. 69 liegenden Kanalquerschnitte stark vergrößert, und zwar sind es die dort mit den Buchstaben *flz* besonders bezeichneten. Die Zeichnung 69a wurde durch Kombination des in Fig. 69 dargestellten und drei weiterer Schnitte gewonnen.

In jedem Kanallumen sieht man drei Cilienbüschel, die zu drei Flimmerzellen (*flz*) gehören*). Im Bereich des unteren Lumens sieht man auch die drei zu ihnen gehörenden Kerne. Die Figur zeigt ferner, daß die Blasenzellen in der Tat noch einen schmalen Zwischenraum zwischen sich lassen, durch den das Kanallumen (*ca*) noch mit dem Kammerlumen zusammenhängt. Auch in Fig. 69a ist ein Blasenzellkern (*blz*) zu sehen.

Während der Metamorphose wird der ganze Flimmerapparat, mit Ausnahme des hinteren geraden, typisch rinnenförmigen Teiles rückgebildet. Über die Angaben früherer Autoren ist folgendes zu sagen: Unsere Beobachtung über die allmählich eintretende Komplikation der Schleife, die zunehmende Zahl der Windungen stimmt mit dem, was Hatschek berichtet (1880, S. 6, 9, 12 und 21), überein. Doch hat ihr Hatschek nur wenige Beobachtungen gewidmet. Insbesondere blieben ihm ihre Beziehungen zu den beiden Darmkammern unklar, da er diese selbst auch nicht unterschieden hat. Dagegen ist dies, was beiläufig hier erwähnt sei, für *Thalassema* durch Torrey (1903) geschehen. Er stellte an jungen Larven fest, sie

*) Die Zahl der auf die Rinnenbreite entfallenden Flimmerbüschel ist schwankend. Salensky beobachtete nicht drei, sondern zwei und vier Büschel (l. c., S. 59).

laufe — noch als einfache Schleife — »from the stomach (= Ösophagealkammer) into the intestine (= Rektalkammer), a little to the right of the ventral side« (S. 212 und Fig. 8 A).

SALENSKY hat den Flimmerapparat schon 1876 (S. 322) beobachtet und als Flimmer- oder Wimperrinne bezeichnet. Ich verwende seinen Namen deshalb nicht, weil der Flimmerapparat nur teilweise als Rinne fungiert, und weil die Larve auch außen an der Bauchseite eine Wimperrinne besitzt. In seiner Arbeit 1904 hat dann SALENSKY eine eingehende und auf den HATSCHEKschen Angaben fußende Beschreibung gegeben. Ich halte mich naturgemäß an seine neuere eingehende Arbeit, die jedoch auch keine zutreffende Beschreibung der Verhältnisse gibt. Nach SALENSKY besteht die Wimperrinne »eigentlich aus zwei parallel laufenden Rinnen, welche unmittelbar vor der Analöffnung beginnen und zunächst axial auf der Bauchseite verlaufen, weiter aber auf die rechte Seite der Larve sich begeben und hier schlingenförmig ineinander übergehen. In ihrem hinteren axialen Teile fließen die beiden Rinnen zusammen und stellen eine einfache Rinne dar; ihr seitlicher und größter Teil ist geschlängelt« (S. 57). Nach dem oben Gesagten ergibt sich die Unrichtigkeit dieser Darstellung. Vor allem das Wesentliche, daß die Rinne von der Rektalkammer in die Ösophagealkammer führt, ist in ihr nicht enthalten; es ist auf eine Beziehung der Wimperrinne mit der Ösophagealkammer kein Wert gelegt (vgl. SALENSKY, 1904, S. 60).

Über den feineren Bau macht der Autor (1904) folgende Angaben: »Im hinteren Teile der rektalen Kammer . . . sind auch die Wimperrinnen viel einfacher, als in dem vorderen Teile des Mitteldarmes, gebaut. Hier ist die Wimperrinne mit kurzen zylindrischen Zellen bekleidet, die von den benachbarten Zellen nur durch ihren Wimperbesatz sich unterscheiden lassen« (ib., S. 58). Dies trifft zu. Im vorderen Teile »entstehen die beiden Wimperrinnen . . . dadurch, daß zwischen den großen blasenförmigen Saftzellen einige Reihen von kleinen wimpertragenden Zellen sich bilden« (ib.). Auch dies trifft ziemlich genau zu. Man vergleiche seine Fig. 51 mit meiner Fig. 69 und 69a. Nach SALENSKYS Angaben stellt der Flimmerapparat auch in diesem Teile eine Rinne dar. Es ist jedoch für die Funktion des Organs von Wichtigkeit festzustellen, daß in den meisten Larven (offenbare Hungerexemplare ausgenommen) die Blasenzellen über den Wimperzellen zusammenschließen, wie es auch unsere Figuren erkennen lassen. Ferner ist contra SALENSKY (S. 61) hervorzuheben, daß sie in ihrem Bau mit den »Saftzellen« der Ösophagealkammer nicht identisch sind. Sie enthalten nicht wie jene Öl- oder Fetttropfen. Bei in Flemming fixiertem Material, wozu Fig. 69 gehört, und wo sich diese Einschlüsse schwarz färben, tritt die Differenz sehr deutlich hervor. Die Blasenzellen des Flimmerapparates bleiben hell.

Die Funktion des Flimmerapparates.

SALENSKY hat (1904) über die Funktion der beiden Kammern des Mitteldarms Erörterungen angestellt, die entschieden unzutreffend sind. Sie stützen sich auf die Interpretation der verschiedenen Zellarten in den Darmwandungen, die ihrerseits unsicher sind. Es soll nur

die ösophageale Kammer an der Verdauung beteiligt sein, ferner sei »die die beiden Kammern scheidende Mitteldarmklappe in sehr geringem Maße für die feste Nahrung durchgängig« (S. 61).

»Ich habe — sagt SALENSKY (1904, S. 60) von der Rektalkammer — in derselben nicht nur keine Nahrung, sondern auch keinen geronnenen Schleim gefunden.« Dagegen sprechen zahlreiche Beobachtungen der vorliegenden Untersuchung. Ich habe in frisch gefangenen Larven oft große Nahrungsbrocken in der Rektalkammer gesehen und auch ihren Übergang von der Ösophageal- in die Rektalkammer unter Deckglas öfters beobachtet, bei welcher Gelegenheit die Kommunikationsöffnung eine starke Erweiterung erfährt. Es ist daher durchaus wahrscheinlich, daß beide Kammern eine verdauende Funktion ausüben. Daß dabei die Ösophagealkammer in höherem Grade beteiligt sein kann, ist möglich, da gerade ihre Zellen jene Fetttropfen enthalten. Daß die Rektalkammer, wie SALENSKY annimmt (1904, S. 61), vor allem als Atmungsorgan fungiert, ist, wie wie wir sehen werden, abzuweisen.

Über die Funktion des Flimmerapparates und damit indirekt über die Funktion der beiden Kammern des Mitteldarmes geben einige Fütterungsversuche mit Karmin gewissen Aufschluß. Ich beschreibe nur den einen; die übrigen hatten das gleiche Resultat.

Ein Tier wurde über Nacht in Seewasser mit feinverteiltem Karmin gebracht. Am nächsten Morgen fanden sich größere Brocken und kleinere Körnchen in den beiden Mitteldarmkammern. Ein Teil ist in Lösung gegangen; die Darmflüssigkeit ist rot. Diese rote Flüssigkeit mit kleinen Karminteilchen kursiert durch den Flimmerapparat und zwar ohne Ausnahme in der Richtung vom Anus zum Vorderende. Ich habe diese Richtung der Flimmerströmung an lebend untersuchten frischen Larven in sehr zahlreichen Fällen nachgeprüft und nie eine Ausnahme gefunden.

An der Mündung der Spirale in die ösophageale Kammer traten die Karminteilchen aus, lösten sich in Klümpchen los und schwammen in der Ösophagealkammer herum. Zuweilen geht diese Ablösung schwieriger vor sich; dann sieht man im vordersten Teil des Kanals sich eine Art Pfropf aus Karminteilchen anhäufen. Nach einiger Zeit wird er ausgestoßen und die Zirkulation setzt wieder ein. In Fig. 70a ist die vordere Mündung mit einem solchen Pfropf reproduziert. Es handelt sich um das schon in Fig. 70 abgebildete Tier; ich brauche eine weitere Erklärung kaum zu geben. Der Pfropf wird ausgestoßen; nach einiger Zeit beginnt sich eine neue Anhäufung zu bilden usw.

An Hand dieser Beobachtungen müssen wir die schon von SALENSKY gestellte Frage nach der Funktion des Flimmerapparates erörtern. Der genannte Autor hält auch in der neueren Publikation (1904, S. 60) die 1876 (S. 323) geäußerte Vermutung fest, wonach Flimmerapparat und auch Rektalkammer als Atmungsorgan fungieren. Es ist auffällig, daß die Flimmerbahn bis in den After reicht und darnach wäre denkbar, daß infolge der Flimmerbewegung das Seewasser durch den After hineingetrieben und in den Mitteldarm befördert wird. Auf dem langen Wege durch die Spirale hätte es Gelegenheit, seinen Sauerstoff abzugeben. Schon TORREY (1903) hat gegen diese Auffassung polemisiert auf Grund seiner oben

zitierten Beobachtungen. »Without doubt in the larva of *Thalassema* it [der Flimmerapparat] functions merely as a conductor of food from the stomach [i. e. Ösophagealkammer] to the intestine [Rektalkammer]« (1903, S. 213). Dies wird wiederum von SALENSKY [1904, S. 98] »als unhaltbar« bezeichnet.

Gegen die Auffassung SALENSKYS sind folgende Bedenken zu erheben: Der After ist stets stark kontrahiert und nimmt auch nur selten und offenbar nicht normalerweise Wasser durch Öffnung des Afters auf, wenn Kot ausgestoßen wird, was daraus hervorgeht, daß die rektale Kammer nach der Abgabe der Kotballen kollabiert. Sie erhält also nicht etwa für die Kotquantität von außen eine entsprechende Menge Atemwasser. Auch ein Versuch mit Karmin hatte bloß negativen Erfolg. Die Larve wurde in Wasser mit feinverteiltem Karmin gebracht. Wäre eine Wasserströmung in den After hinein vorhanden, so müßte dies durch die Karminteilchen angezeigt werden. Dies war niemals der Fall. Zu beobachten war nur eine geringe Strömung infolge der Tätigkeit des analen Wimperkranzes, niemals ein Eintritt von Karmin in den After und zwar auch dann nicht, wenn die Flimmerung des Flimmerapparates eine intensive Tätigkeit zeigte. Man müßte also als letzte Möglichkeit sich vorstellen, daß das durch den Mund aufgenommene Wasser erst am Ende seines Transports durch den Körper, erst in der rektalen Kammer auf Sauerstoff verarbeitet wird, eine recht wenig wahrscheinliche Annahme.

Plausibler erscheint es mir, daß durch die Tätigkeit des Flimmerapparates die Verdauungsleistung des Darmes erhöht wird, denn es macht ja der Inhalt des Darmes einen Kreislauf durch: er gelangt einerseits durch die Öffnung der Mitteldarmklappe aus der vorderen in die hintere Darmkammer, wodurch auch die festen Bestandteile von der vorderen in die hintere Kammer transportiert werden. Andererseits gelangt die Darmflüssigkeit und mit ihr auch kleine feste Partikeln des Darminhalts durch die Wimperspirale in die Ösophagealkammer zurück und der Kreislauf beginnt von neuem. Demgegenüber wird man aber immerhin darauf hinweisen müssen, daß die Zellen der Spirale selbst wohl keine Verdauungsfunktion nach Art von Drüsen ausüben. Sie enthalten im Gegensatz zu den Zellen der Wandung, besonders der vorderen Kammer, keine Granula, auch keine Fettropfen. Sie bleiben auch von intravitalen Farbstoffen (Neutralrot, Bismarcksbraun) ungefärbt, während gerade zahlreiche andere Zellen der Darmwände intensive Färbung bekommen. Meine Ansicht deckt sich also — da es sich um eine verdauende Funktion handelt — mit der von TORREY (1903) vertretenen. Sie weicht aber von seiner Auffassung wesentlich ab, da es sich bei *Echiurus* um einen Kreislauf des Darminhaltes handelt, der Flimmerapparat bei *Thalassema* aber lediglich einen Nahrungstransport von der vorderen in die hintere Darmkammer ermöglichen soll, im gleichen Sinne, wie er durch die Öffnung zwischen beiden Kammern stattfindet. Es scheint mir nicht unmöglich, daß sich auch bei *Thalassema*-Larven dieser Kreislauf wird feststellen lassen, da TORREY die ganze Erscheinung mehr beiläufig erwähnt und nur ganz junge Larven untersucht hat.

D. Bildungen des Mesenchyms und des Mesoderms.

1. Die Bildungen des Mesenchyms im larvalen Sinne, die Mesenchymmembran und die Larvenmuskulatur habe ich in früheren Kapiteln (S. 76 ff.) besprochen. Es hat bis zu dem vorliegenden Stadium eine quantitative Fortbildung, aber keine prinzipielle Änderung stattgefunden. Vor allem die präoralen Ringmuskeln sind zu kräftigen Bündeln geworden. Wir finden ihre Querschnitte auf dem Sagittalschnitt der Fig. 65.

Auch über die von der Scheitelplatte zum Ösophagus ziehenden Muskeln ist nichts Besonderes zu sagen. Über die Mesenchymmembran haben wir S. 79 berichtet. Der Hautmuskelschlauch des Rumpfes, an dem das Mesenchym starken Anteil hat, wird in dem folgenden Abschnitt behandelt werden.

2. Somatopleura, Splanchnopleura, Mesenterien.

Wir haben in der II. Entwicklungsperiode das Mesoderm bis zur Bildung einer den hinteren Teil der Larve auskleidenden Schicht (Somatopleura und Splanchnopleura) verfolgt und fanden, daß zwei Mesenterien, ein dorsales und ein ventrales, angelegt werden. Ich kann mich nun hier kürzer fassen. Die weiteren Veränderungen bestehen, wie wir in der topographischen Übersicht bereits gesagt haben, nur darin, daß dieser Mesodermüberzug immer weiter nach vorn rückt. Am Darm schiebt sich die Splanchnopleura, an der Larvenwand die Somatopleura vor, und hier legt sich entsprechend diesem Vorrücken die Mesenchymmembran an das Ektoderm an. Währenddessen werden die Mesenterien, besonders das ventrale, bis auf einzelne Faserzüge reduziert. Schon Hatschek hat diese Veränderungen (1880, S. 19) angegeben. Die Entwicklung nach unseren Beobachtungen deckt sich, wenn wir von der Segmentierung des Mesoderms absehen (vgl. S. 98 ff. und 111 ff.), mit seiner Schilderung ziemlich genau. Es ist lediglich darauf hinzuweisen, daß die Ösophagealkammer noch immer des Mesodermüberzugs entbehrt. Der Rand der Splanchnopleura bleibt lange Zeit ungefähr an der vorderen Grenze der Rektalkammer stehen (vgl. Fig. 65 und dagegen Hatschek S. 13 und 19).

3. Der Hautmuskelschlauch.

Mit der Ausbreitung des Mesoderms geht eine weitere Differenzierung der Rumpfwand Hand in Hand. Es werden mehrere Muskelschichten gebildet. Wir finden zu äußerst dicht unter dem Ektoderm eine Ringmuskellage, darauf folgt nach innen zu eine deutliche Längsmuskelschicht und zu innerst, erst in schwachen Fasern wahrnehmbar, eine Lage schräger Muskeln. Ihr liegt nach innen die Somatopleura an.

In Fig. 74 ist ein Sagittalschnitt durch eine Larve von einem etwas jüngeren Stadium als Fig. 65 gegeben, die uns die Ausbildung und Aufeinanderfolge der Muskelschichten deutlich

zeigt und uns zugleich ihre Herkunft klar macht. Die Figur gibt lediglich ein Stück der Larvenwand aus der Übergangszone der mit Mesoderm ausgekleideten Rumpfanlage in die mesodermlose larvale Wandung. Wir wollen in Zukunft der Kürze halber die Zone des Tieres, auf die sich die Mesodermbekleidung erstreckt, als Rumpf, ihre Wandung also als Rumpfwand und als imaginal und diejenigen Teile, welche vor dem Mesodermrand liegen, als larval und die Wandung als larvale Wand bezeichnen (vgl. S. 109).

Das in Fig. 74 abgebildete Stück der Rumpfwand zeigt uns von außen nach innen:

1. Das Ektoderm (ekt_2). Es ist, wie schon auf S. 118 berichtet wurde, stark aufgefaltet und seine Zellen sind höher als im larvalen Ektoderm (ekt_1).

2. Dünne Ringmuskeln (*rm*), wie sie, wenn auch weniger zahlreich, auch an der Larvenwand der Figur zu sehen. Sie sind, da der Schnitt sagittal geführt wurde, natürlich quer getroffen.

3. Sehr starke, in eine besondere Schicht (*my*) eingebettete Längsmuskeln (*lm*), die hier, da der Schnitt die Längsrichtung nicht vollkommen innehielt, etwas schräg getroffen werden.

4. Schwächere schräge Muskeln (*schm*), die manchmal auch beinahe ringförmig verlaufen. Sie liegen den Somatopleurazellen dicht an.

5. Die Somatopleura (*sopl*).

Die unter 3 und 4 genannte Muskulatur und die unter 5 genannte Pleura gehören, dies ist wesentlich, nur dem Rumpf an.

Über die Frage, in welcher Beziehung diese Muskellagen zu den in der eigentlichen Larvenwand schon vorhandenen Elementen stehen, gibt die Figur folgende Auskunft: Die äußeren Ringmuskeln können, da sie auch an der larvalen Wand vorhanden sind, wo das Mesoderm gar nicht hinreicht, nur ektodermal oder mesenchymatisch sein. Aus den Figuren jüngerer Stadien (Fig. 75a und b), wo dem Ektoderm Mesenchymzellen anliegen, die (Fig. 75b *myz*) manchmal auch fädige Fortsätze zeigen, ist eher auf eine mesenchymatische Herkunft zu schließen. Für die Längsmuskeln gibt Fig. 74 ein klares Bild. Diese liegen hier in einer mittleren Schicht von gallertartigem Aussehen, die sich bei Hämatin-Präparaten im Gegensatz zu den übrigen Schichten charakteristisch blau färbt. Die Mesenchymmembran zeigt dieselbe Färbung. Schon dies macht wahrscheinlich, daß zwischen beiden Bildungen eine nähere Beziehung besteht. Die Abgrenzung der mittleren Schicht wird aber außer durch die Färbung dadurch erleichtert, daß eine deutliche Grenze gegen das Ektoderm und eine ähnliche gegen die Somatopleura durch die Ringmuskulatur und die Schrägmuskulatur angegeben wird. Es kommen auch — und das ist weiter wesentlich — Fälle vor, daß vereinzelte Längsmuskeln bis in die typische Mesenchymmembran hineinlaufen. Andere laufen in dem Raum zwischen der Mesenchymmembran und dem larvalen Ektoderm aus, wo sich mesenchymatische fibrilläre Zellen finden. Darnach ist schon beinahe sicher, daß die Längsmuskulatur der Rumpfanlage nicht vom sekundären Mesoderm, sondern nur vom larvalen Mesenchym geliefert werden kann, und zwar hat es den Anschein, daß die mit Hämatëin bläulich gefärbten Zellen der in die Mesenchym-

membran der Larve übergehenden, in der Rumpfanlage als *my* bezeichneten Schicht die Fibrillen bilden, denn diese entspringen, soviel man sehen kann, an den Plasmakörpern dieser Zellen. Und da diese mittlere Zellschicht samt den in ihr enthaltenen Muskeln deutlich bis in die Mesenchymmembran (*mym*) des larvalen Körpers zu verfolgen ist, ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß diese Längsmuskeln selbst mesenchymatischen Ursprungs sein müssen. Ob sie nun alle der Mesenchymmembran selbst oder auch aus dem im äußeren Blastocöl zerstreuten, schon genannten Muskelfasern entstehen, bleibe dahingestellt.

Über die innere Schrägmuskellage sind in puncto Herkunft Zweifel möglich. Man darf nach dem histologischen Bild, wie es Fig. 74 gibt, annehmen, daß sie von den Zellen der Somatopleura geliefert werden.

Die Entstehung der Längsmuskeln aus dem Mesenchym erscheint, da sie im Gegensatz zu der Längsmuskelbildung bei den Anneliden steht, von besonderer Bedeutung und ich habe ihr deshalb besondere Aufmerksamkeit zugewendet und eine sichere Basis von Beobachtungen zu gewinnen versucht. In Fig. 75a und 75b sind zwei weitere, entscheidende Bilder reproduziert. Sie gehören beide der gleichen und zwar einer etwas jüngeren Larve an, die noch keine Analborsten, wohl aber schon die ersten Anlagen der Analblasen besitzt. Fig. 75a stellt wieder wie Fig. 74 die Zone des vorderen Mesodermrandes dar, wo die Längsmuskeln auslaufen. Fig. 75b dagegen ist ein näher dem After liegendes Stück eines Schnittes der gleichen Serie mitten aus der Rumpfwand heraus, wo die Längsmuskeln quer zur Schnittrichtung verlaufen. Wir finden in Fig. a die gleiche Konfiguration wie in Fig. 74. Es hat sich jedoch die Somatopleura noch nicht dicht an das Ektoderm angelegt. Auch sind noch keine Schrägmuskeln und, dem Ektoderm entlang, noch keine Ringmuskeln entwickelt. Längsmuskeln jedoch sind vorhanden. Sie liegen deutlich und auch mit ihren Kernen (*lmk*) im Mesenchym oder, genauer, in dem Raume zwischen der noch intakten Mesenchymmembran und dem Ektoderm, der von ganz vereinzelten Mesenchymzellen durchsetzt ist. Eine solche Lage wäre, wenn man die Muskeln von der mesodermalen Somatopleura ableiten wollte, nur dann zu erklären, wenn die mesodermalen Muskelmutterzellen vor der Bildung der Muskelfibrillen durch die Mesenchymmembran hindurch in das Mesenchym eingewandert wären und dann erst mit der Fibrillenproduktion begonnen hätten, — eine Annahme, die wohl unmöglich ist, wenn man bedenkt, daß die Mesenchymmembran in dem vorliegenden Stadium im Bereich des Mesodermrandes noch intakt und typisch entwickelt ist. Nimmt man dagegen eine mesenchymatische Entstehung der Längsmuskeln an, so bietet die in der Figur gezeichnete Lagerung weiter keine Schwierigkeit, denn die Muskeln befinden sich dort, wo sie auch entstanden sind.

Von ähnlicher Beweiskraft ist auch das zweite Bild, Fig. 75b, welches einen noch jüngeren Zustand der Muskelbildung darstellt. Die Fibrillen sind meist noch dünner und wahrscheinlich auch kürzer als in Fig. 75a. Hier folgen sich, von außen nach innen, ein dickes Ektoderm, dann ein Zwischenraum und dann die gut entwickelte Somatopleura. In dem Zwischenraum liegt eine lockere Reihe von Zellen und diese sind die Längsmuskelzellen,

deren Muskelfibrillen (*lm*) quer getroffen werden und den Zellkernen (*lmk*) nahe anliegen. Folgt man dem Zwischenraum in rostraler Richtung (gegen den Mesodermrand hin), so gelangt man in den schon in Fig. 75a abgebildeten Raum zwischen Mesenchymmembran und Ektoderm, und folgt man der Reihe der Muskelzellen (eine scharf bgrenzte Mesenchymmembran ist hier nicht zu sehen), so kommt man am Mesodermrand zur Mesenchymmembran und zu den im Mesenchymraum gelagerten Muskelzellen, wie sie Fig. 75a dargeboten hat. Man gewinnt auch daraus den Eindruck, daß die Reihe der Muskelzellen, die in Fig. 75b zu sehen ist, aus der Mesenchymmembran entstanden ist. Es ist damit gezeigt, daß in diesen jüngeren Stadien nicht nur am Rande der Rumpfanlage, wo vielleicht besondere Verhältnisse herrschen könnten, sondern im ganzen Bereich des Rumpfes die Längsmuskulatur von der Somatopleura noch deutlich gesondert ist, zum Mesenchym aber in genetischer Beziehung steht.

Eine Ableitung der Muskelzellen aus der Somatopleura wäre nur dann möglich, wenn sich schon in noch früheren Stadien die Muskelmutterzellen von der Somatopleura abgliedern würden und dann — eine lockere Zellenschicht bildend — im Stadium der Fig. 75b in die Phase der Fibrillenbildung eingetreten wären. Dagegen ist einzuwenden, daß ich in jüngeren Stadien eine solche Abspaltung von Zellen an der Somatopleura niemals beobachtet habe, daß diese im Gegenteil während der ganzen Entwicklung bis in das Stadium der Längsmuskelbildung einschichtig bleibt*), und daß die Abgliederung auch schwer zustande kommen könnte, da die Mesenchymmembran die Somatopleura gegen den Mesenchymraum abgrenzt und niemals von ihr gegen das Ektoderm hin abgedrängt wird, um der Lage der Muskelmutterzellen Platz zu machen. Dagegen findet man in jüngeren Larven, als es Fig. 75b ist, auch schon Zellen mit ganz feinen Muskelfibrillen, die in der Längsrichtung der Rumpfanlage verlaufen, und auch diese liegen in der Flucht der Mesenchymmembran, oder deutlich außerhalb derselben im Raume zwischen der einschichtigen Somatopleura und dem Ektoderm.

Fassen wir zusammen, so ergibt sich folgendes: Von der Rumpfmuskulatur, also der Muskulatur der Wurmanlage, wird nur der kleinere Teil, nämlich nur die innerste Schicht, die Schrägmuskeln, vom sekundären Mesoderm geliefert. Der größere Teil, die Längsmuskeln und Ringmuskeln aber stammen von larvalem Gewebe ab, vom Mesenchym (oder — die Ringmuskeln — vom larvalen Ektoderm). Das Gewebe, in dem die Längsmuskeln verlaufen, ist ebenfalls mesenchymatischer Natur. Mit den Angaben meiner Vorgänger steht dieser Befund, dessen Gültigkeit naturgemäß erst für *Echiurus* festgelegt ist, allerdings nicht in Übereinstimmung. Es ist in erster Linie auf die Angaben Spengels (1879) an *Bonellia* zu verweisen, die zu den meinen in Gegensatz stehen. Die somatische Platte des Mesoderms liefert nach Spengel in den oberflächlichen Lagen eine äußere Ring- und eine innere Längsmuskelschicht und in den tieferen Teilen ein schwammiges Maschenwerk (vgl. l. c. S. 385). Es ist wohl anzunehmen, da Spengel über die Rolle des Mesenchyms bei der

*) In Fig. 75a kann man schon zwei unregelmäßige Zellenlagen unterscheiden. Es ist kaum ein Zweifel, daß die tiefer gelegenen Zellen die spätere Schrägmuskelschicht liefern.

Bonellia-Entwicklung nichts berichtet hat und man in jener Zeit das Doppelwesen des mittleren Keimblattes noch nicht erkannt hatte, daß der von ihm als Mesoderm bezeichnete Komplex auch den mesenchymatischen Bestandteil enthält. Damit wäre seine Beschreibung mit meinen Beobachtungen an *Echiurus* vereinbar.

Von besonderem Interesse sind uns naturgemäß weiter die Angaben für *Echiurus* selbst, die HATSCHEK und SALENSKY gemacht haben. Nach HATSCHEK entstehen die Längsmuskelfibrillen »im Innern der Hautmuskelplatte« oder genauer »in dem peripheren, der Ringmuskelschichte zugewendeten Teile derselben« (1880, S. 18). Die Hautmuskelplatte aber stammt nach seinen Angaben »von den Mesodermstreifen ab« (S. 12).

Ist damit seine Darstellung schon prinzipiell von unserer verschieden, so ergeben sich weitere Differenzen, wenn wir auf die Einzelheiten seiner Arbeit eingehen. Er unterscheidet zwei ventrale, schmale, links und rechts vom Bauchmark gelegene Längsmuskelbänder, die »aus sehr scharf differenzierten Muskelfibrillen zusammengesetzt« sind (1880, S. 18). »In den übrigen Teilen des Rumpfes erscheint ungefähr um diese Zeit eine . . . Lage von Längsmuskelfibrillen« — eben diejenigen, die im Innern der Hautmuskelplatte entstehen. Diese, »die den weitaus größeren Teil der Peripherie einnehmen, sind . . . dem dorsalen Muskelfelde der *Anneliden* zu vergleichen, im Gegensatz zu dem ventralen Längsmuskelbande, welches dem ventralen Muskelfelde zu vergleichen ist. Man kann wenigstens in frühen Stadien, zwischen diesen beiden Muskelfeldern jederseits einen muskelfreien schmalen Streif, eine Seitenlinie beobachten, welche in der Linie der ventralen Borsten, also sehr stark ventralwärts gerückt, verläuft« (1880, S. 18). HATSCHEKS Fig. 4, auf die der Autor selbst verweist, läßt leicht erkennen, daß diese Beschreibung falsch ist. Die ventralen Längsmuskelfelder sind nichts anderes als die larvalen Längsmuskeln, was auch aus einer Bemerkung seiner Arbeit selbst (S. 24) zu entnehmen ist, wonach die ventralen Längsmuskelbänder auch in die Kopfregion hineinreichen. Dies kann sich in den fraglichen Stadien nur auf larvale Muskeln beziehen. Nur die vermeintlichen dorsalen Felder bestehen sonach aus der neu auftretenden Längsmuskulatur. Zwischen dem alten larvalen und dem neu angelegten imaginalen Muskelbereich ist naturgemäß ein Unterbruch in der Muskulatur zu erwarten. Als Resultat läßt sich sagen, daß die von HATSCHEK angegebene Anordnung der Längsmuskulatur des Rumpfes in vier Feldern nicht zutrifft, da der Autor ungleichwertige Teile als gleichwertig nebeneinander stellt. Die Verhältnisse lassen sich nicht, wie er versucht (1880, S. 18), mit denjenigen bei *Polygordius* zur Deckung bringen, wo wir in der Tat, wenn HATSCHEKS Untersuchung an dieser Spezies zu Recht besteht, innerhalb der Rumpfmuskulatur selbst vier gesonderte Felder vorfinden. Im Gegenteil besteht in Hinsicht auf die Genesis der Muskulatur zwischen *Echiurus* und den *Anneliden* ein wesentlicher Unterschied. Es liegt eben darin die theoretische Bedeutung unseres Resultats.

Über die Herkunft der äußeren zirkulären Muskelschicht spricht sich HATSCHEK nicht aus. Die innere Schrägmuskelschicht fehlt in seiner Beschreibung.

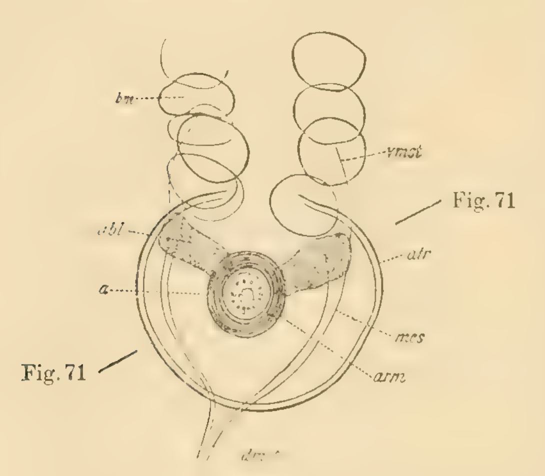
Zu etwas anderen Resultaten als HATSCHEK ist SALENSKY gekommen. Die Muskel-Fibrillenbildung geht nach diesem Autor bei *Echiurus* anders vor sich als bei *Polygordius*.

Aber — und dies ist für uns wichtig — alle drei Muskelschichten »sind Derivate des Mesoblastes« (1908, S. 369). Weder Ringmuskulatur, noch Längsmuskulatur sollen aus dem Mesenchym entstehen*).

4. Die Analblasen.

Die Analblasen entstehen aus dem Mesoderm oder aus Mesoderm und Mesenchym. Ich bespreche hier lediglich die Entwicklung. Über den Bau, den HATSCHEK treffend geschildert hat**), lassen sich dabei einige Bemerkungen beifügen.

Der HATSCHEKschen Angabe (1880, S. 17), wonach die Analblasen vom Hautmuskelblatt, d. h. nach seinem Text vom Mesoderm abstammen, steht zunächst die SPENGELsche Darstellung gegenüber, die sich allerdings nicht auf den *Echiurus*, sondern auf *Bonellia* bezieht. Nach SPENGEL entstehen die Analblasen vom ektodermalen Afterdarm aus, als Aussackungen desselben. Als eine Variante zu dieser Auffassung wäre auch die Entstehung aus dem Ektoderm der Leibeswand, außerhalb des Afters zu berücksichtigen. Da aber, wie bereits HATSCHEK berichtet (1880, S. 17) und wie ich selbst am konservierten Material bestätigen konnte, die jungen Analblasen »vom Ektoderm durch die kontinuierliche Lage der hier wohl ausgebildeten Ringmuskeln getrennt sind«, kommt sie kaum in Betracht. Endlich hat 1908 SALENSKY über die Entstehung der Analblasen Mitteilungen gemacht. Sie sollen sich »als Ausstülpungen der Cölomhöhlen« bilden, an denen beide Peritonealblätter beteiligt seien, sollen aber zuerst kompakt und von Zellen erfüllt sein, »welche erst später, von den inneren Zellen befreit, als hohle Blasen erscheinen« (S. 376).



Textfigur IV. Flächenansicht des Anal-Abschnittes einer Larve mit den ersten Anlagen der Analblasen (*abl*). Fixiert mit Pikrinsäure-Formol, gefärbt mit Parakarmin. Vergr. 480/1. Orig. auf 1/2 verkleinert.

a After, *atr* analer Wimperkranz (die Wimpern nicht gezeichnet), *bm* Bauchmark, *dmst* dorsales Mesenterium, *mes* Mesoderm (analer Rand der Mesodermzipfel, liegt unter den Anlagen der Analblasen), *vmst* ventrales Mesenterium.

Unsere Fig. 71 bringt für die Frage die Entscheidung. Sie zeigt einen Längsschnitt durch die Aftergegend einer Larve von einem etwas jüngeren Stadium, als es Fig. 73 darbietet. Die Lage des Schnittes ist in Textfig. IV eingetragen, welche selbst einen gleichen Zustand in der Ansicht vom analen Pol vorstellt. Wir sehen dort den analen Wimperkranz (*atr*), den analen Rand des Mesoderms (*mes*), das Hinterende des Bauchmarks (*bm*) und die Anal-

*) Das Mesoderm der Episphäre dagegen ist nach SALENSKY »ausschließlich mesenchymatischen Ursprungs« (1908, S. 364). Wir werden auf diese durchaus zutreffende und wichtige, dabei allerdings vom Autor nur wenig sicher bewiesene Angabe weiter unten (S. 151 und 155) eingehen. Es sei in diesem Zusammenhang auch bereits auf eine Bemerkung HATSCHEKs über die Entstehung der Längsmuskulatur in der Kopfregion hingewiesen. »Es schien mir,« sagt er, »daß die Längsmuskeln der Kopfregion aus dem Materiale der früheren ‚Mesodermmembran' [= Mesenchymmembran] entstehen, doch bin ich hierüber zu keinem sicheren Resultat gekommen« (1880, S. 24).

**) Siehe auch SALENSKY (1876, S. 324).

blasen (*abl*) innerhalb des Analfeldes. Die Zeichnung der Fig. 71 beschränkt sich auf den Bereich und die Umgegend der Blasenanlage (*abl*), die selbst als Zapfen zwischen Darmwand und Rumpfwand liegt. Der Afterdarm ist nicht genau längs getroffen, sein Lumen also nicht sichtbar. Wohl aber ist die Einsenkung des Afters (*a*) zu sehen. Oben im Bild liegt die Wand der Rektalkammer (*rkw*) des Mitteldarms, unten das Ektoderm (*ekt*), welches größtenteils zum Analfeld gehört. Die Grenze dieses Feldes wird durch den analen Wimperkranz (*atr*) angegeben. Das Ektoderm des Analfeldes geht in das Rumpfektoderm (*ekt*) über. Am Zapfen der Blasenanlage ist noch kein Lumen und auch kein Ausführungsgang zu erkennen. Man sieht aber ganz klar, daß der Zapfen weder mit dem Ektoderm, noch mit der Darmwand in Verbindung steht. Vielmehr steckt er in der Somatopleura (*sopl*). Der Zellkomplex des Zapfens geht in das unter der Somatopleura liegende Zellmaterial über. Die äußerste Zapfenschicht aber ist ein Teil der Somatopleura selbst. Sie wird also sicher von ihr gebildet, ob auch der Zapfen selbst, wird allerdings durch das Präparat nicht entschieden.

In Fig. 72 ist der obere Teil einer etwas älteren Analblase reproduziert, derjenigen Larve angehörend, die uns schon die Bilder für die Analborsten (Fig. 68), die Commissur (Fig. 66) und die ventralen Borsten (Fig. 64) geliefert hat. Wir sehen, wie in Fig. 71, einen Zellzapfen von dem mesodermalen Überzug überkleidet. Der Zapfen besitzt auf dem abgebildeten Schnitt zwar kein Lumen; an den Schnitten aber, die durch seine mittlere Region gehen und hier nicht abgebildet sind, ist ein solches vorhanden. Der Überzug ist die schon in Fig. 71 erwähnte Somatopleura. Sie bildet im vorliegenden Stadium an der Kuppe des Zapfens eine in der Mitte eingesenkte Verdickung, die Anlage des Trichters (*tr*). An älteren Stadien vertieft sich die Einsenkung in der Zellenkappe und noch später bricht sie in das Lumen des Zapfens durch. Es hat schon Hatschek (1880, S. 17) und später Salensky (1908, S. 377) diese Entstehung des Trichters beschrieben. Ich kann auf ihre Darstellungen verweisen.

Es ergibt sich aus Fig. 72 ohne weiteres, daß die Wandung der Analblase aus zwei Schichten besteht, deren eine sich von den Zellenzapfen, die andere vom mesodermalen Überzug herleitet. In etwas weitergebildetem Zustand besitzt die Analblase ein geräumiges Lumen und eine zweischichtige Wandung.

Es besteht also, wenn wenigstens *Bonellia* und *Echiurus* sich gleich verhalten, Hatscheks Angabe gegenüber Spengel zu Recht. Auf alle Fälle kann bei *Echiurus* die Blasenanlage nicht vom Ektoderm und auch nicht vom Darm aus entstehen. Sie muß ganz oder zum mindesten die äußere Schicht und der Trichter von der Somatopleura aus gebildet werden. Gegenüber ausschließlich mesodermaler Herkunft ist allerdings noch die eine Möglichkeit vorhanden, daß das Mesenchym den Ausgangspunkt für die innere Schicht, die aus dem Zapfen entsteht, bildet, eine Möglichkeit, welche auf Grund des vorliegenden Materials nicht entschieden werden kann.

Die Auffassung der Analblasen als Ausstülpung der Cölomhöhlen, wie sie Salensky vertritt, ist von diesem Autor durch wenig beweiskräftige Bilder gestützt worden. Die von ihm gegebene Fig. 22 stimmt überraschend genau mit unserer Abbildung Fig. 55a einer Mesodermanlage überein. Man kann kaum daran zweifeln, daß der von Salensky als Analblasenanlage

gedeutete Mesodermteil mit der von uns beschriebenen Rippe des Mesodermstreifens identisch ist und mit einer Analblase nichts zu tun hat. — Viel später, nach der Metamorphose, bilden sich bei *Echiurus* wie auch bei *Thalassema* (CONN 1884, S. 395) an den Analblasen weitere Trichter aus. Man darf wohl annehmen, daß ihre Entstehung dieselbe ist wie bei dem hier beschriebenen.

Die Entstehung der Analblasen besitzt ein gewisses theoretisches Interesse. HATSCHEK hat (1880) besonders betont, daß die Analblasen »nicht einem Metamer, sondern dem Endsegment angehören, eine Tatsache, die für die Theorie der Segmentierung von Wichtigkeit erscheint« (S. 16). Trotzdem wir keine segmentale Anlage des Mesoderms und Cöloms gefunden haben, besteht HATSCHEKS Bemerkung — mutatis mutandis — zu Recht. Dem Endsegment HATSCHEKS haben wir den Analabschnitt des Körpers parallel zu setzen, d. h. denjenigen Teil des analen Larvenendes, der ursprünglich hinter den Mesodermzipfeln und damit hinter der Somatopleura liegt (vgl. S. 113 ff.). Wie nun Fig. 71 gezeigt hat, liegt der Zellzapfen der Analblasen — rein topographisch betrachtet — in diesem Bereich, denn die Grenze des Analabschnitts nach vorn, also gegen das Cölom, wird von der Somatopleura gebildet und erst hinter dieser liegt der Zapfen der Analblasenanlage. Im gleichen Sinne spricht auch die Tatsache, daß die Analblase innerhalb des Analfeldes, d. h. innerhalb des analen Wimperkranzes, mündet. Auch die Mündungen liegen damit hinter dem vom Mesoderm in typischer Weise ausgekleideten Teil des Rumpfes. Es gehört somit der größte Teil der Analblasen nicht dem Rumpf der Larve im eigentlichen Sinne an.

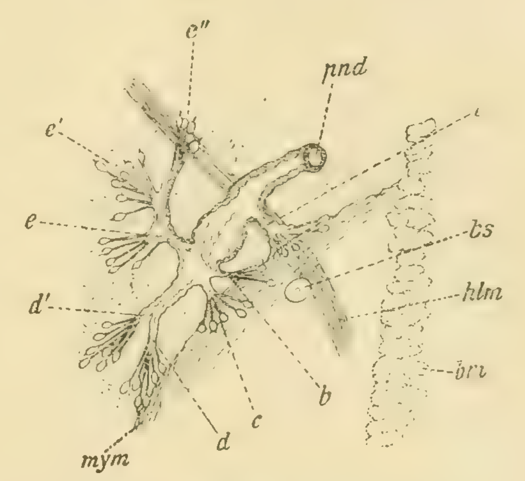
Hier will ich nicht unterlassen, vermutungsweise zu bemerken, daß möglicherweise das Ausgangsmaterial für den Zellzapfen der Blasenanlage, also für die innere Schicht der Analblase selbst, aus dem Analende der Mesodermstreifen geliefert werden könnte (vgl. auch SALENSKY 1908, Fig. 22 *A*). Dafür ließe sich eben die Lage der Zellzapfen ins Feld führen, die in derselben Weise hinter der Somatopleura liegen, wie dies in etwas jüngeren Stadien die Analenden der Mesodermstreifen gegenüber den Zipfeln, welche die Somatopleura liefern, tun. Gegen die Vermutung spräche allerdings, daß die Analenden der Mesodermstreifen in den der Analblasenbildung vorausgehenden Stadien einer allmählichen Reduktion unterliegen, die, wie wir S. 113 erwähnten, möglicherweise zu einem völligen Aufgehen ihres Materials in den beiden Mesodermblättern führt. Weiteres Beweismaterial habe ich keines gesammelt. Das Hinterende der Larve ist in den hierfür in Betracht kommenden Stadien sehr schwer zu analysieren.

E. Die Protonephridien.

Wir haben die Protonephridien im ersten Abschnitt (S. 102) beschrieben. Die weitere Entwicklung bietet für ihre Organisation nichts Neues, sondern nur eine weitere Ausbildung der Nephridienäste, die HATSCHEK (1880, S. 19f.) eingehend beschrieben hat. Dagegen sind diese alten Larven geeignet zu Studien über die Topographie der Exkretionsorgane.

Es genügt, wenn ich für den Bau auf die Darstellung HATSCHEKS verweise und einige

Sätze aus seiner Arbeit zitiere. Er unterscheidet — man vgl. seine Fig. 25 — einen »Endabschnitt«, der als Ausführungsgang funktioniert und den man auch auf unseren Figuren öfters sieht. Er »ist meist frei von Endorganen« (S. 20 l. c.). Dieser Hauptstamm spaltet sich in drei größere Äste. Ihnen sitzen die langstieligen Solenocyten auf. So kann man »im allgemeinen nach der Richtung der drei Hauptäste ein vorderes, ein hinteres und ein laterales Verästelungsgebiet unterscheiden« (S. 20). Auch für die Histologie der Protonephridien, mit der ich mich weiter nicht beschäftigt habe, verweise ich auf Hatscheks Angaben. Ich sah, wie er, an meinen gefärbten Präparaten, »daß die Endknöpfchen der feinsten Kanälchen je einen Zellkern enthalten. In dem Kanalwerk sind die Kerne sehr spärlich verteilt, so daß oft größere Strecken eines Kanals, ja zuweilen selbst eine Verästelung dem Territorium einer einzigen Zelle angehört (durchbohrte Zellen). In den Hauptkanälen entfallen aber meist zwei oder mehr Zellen auf den Querschnitt« (1880, S. 20).



Textfigur V. Flächenansicht (von außen) eines Protonephridiums einer Larve aus der III. Periode. Zeigt die Beziehung zur Mesenchymmembran. Zeichnung nach lebendem Objekt. Vergr. $^{180}/_{1}$. Original auf $^{5}/_{6}$ verkleinert. — Das Ektoderm ist weggelassen. *a—c*, *d*, *d'*, *e—e''* Äste des Protonephridiums mit Solenocytenbüscheln. Die Mesenchymmembran liegt (punktiert) unter den Ästen *d—e''*, die sich im Raume zwischen der *mym* und dem Ektoderm ausbreiten, biegt dann gegen das Ektoderm (in Figur aufwärts) ab. Hier liegen ihr die Äste *a—c* an. *bm* Bauchmark (rechte Hälfte), *bs* Borstensack, *hlm* hyposphäraler Längsmuskel, *mym* Mesenchymmembran, *pnd* Mündung des Protonephridiums nach außen.

Eine besondere Frage ist die Lagerung der Protonephridien. Wie in anderen Kapiteln beschrieben wurde, wird die primäre Leibeshöhle der Larve durch die Mesenchymmembran in zwei Teile zerlegt. Diese folgt der Körperwand in bestimmtem Abstand. Es stecken somit Ektoderm und Mesenchymmembran wie zwei in der Form einander entsprechende Säcke ineinander. Damit sind auch zwei Räume gebildet, die wir als Mesenchymraum, den äußeren, und als Blastocöl, den inneren, bezeichnen wollen. Nach Hatschek breiten sich die Solenocytenbüschel innerhalb der Mesenchymmembran, also im Blastocöl selbst aus, denn er erwähnt als Ausnahme, er habe einmal »in jenem abgeschlossenen, zwischen Haut und Mesodermmembran [= Mesenchymmembran unserer Nomenklatur] gelegenen Hohlraum, . . . also außerhalb der eigentlichen Leibeshöhle, an einem sehr reich entwickelten Organ, ein Büschel von Endorganen« gefunden (1880, S. 20).

Demgegenüber habe ich folgendes festgestellt:

Die Protonephridien breiten sich innerhalb des Mesenchymraumes an und in der Mesenchymmembran aus. Der Hauptstamm, in den die drei Hauptäste münden, durchsetzt, wie sehr leicht zu erkennen ist, frei den Mesenchymraum. Er zieht von der Mesenchymmembran quer durch bis an die Ektodermwand der Larve.

In Textfig. V finden wir diese Lage eines Protonephridiums gezeichnet und zwar ist die Larve in schiefer Ventral-Analansicht gesehen. Die Figur gibt nur einen Ausschnitt wieder, dessen Lage und Größe in Fig. 59 zu erkennen ist. Wir können uns dort orientieren. Die

beiden Figuren sind in gleicher Lage gezeichnet und Fig. V umfaßt das an das Bauchmark zunächst anschließende Stück des Mesodermrandes nach links. Es ist aber die ektodermale Larvenwand, welche im Präparat als Fläche parallel zur Bildebene liegt, in Fig. V weggelassen. Die Membran, *mym*, an der das Protonephridium sich ausbreitet, ist die Mesenchymmembran. Sie wird im optischen Querschnitt gesehen, denn sie geht an dieser Stelle vom Ektoderm weg in die Tiefe, biegt erst dort wiederum in die Horizontale um und geht dann dem Ektoderm parallel weiter. Es ist also klar, daß der außen an ihr (in der Figur nach links oben) gelegene Raum der Mesenchymraum, der innen an ihr (in der Figur nach rechts unten) gelegene aber das Cölom ist. Im Bereich des Cöloms ist auch, obgleich sie noch nicht in ihn hineinragt, die Borste und der Borstensack (*bs*) gezeichnet.

Über die Teile des Protonephridiums selbst ist folgendes zu sagen: Bei *pnd* liegt die Mündung des Sammelkanals (Nephroduct) nach außen. Von *pnd* führt der Kanal nach links in der Zeichnung anscheinend horizontal, in Wirklichkeit aber in die Tiefe. Er gibt fünf Äste ab, die mit *a* bis *e* bezeichnet wurden. Vier davon, *a*, *b*, *c* und *d* führen deutlich an die Mesenchymmembran (*mym*) und zwar gerade an denjenigen Teil, der vom Rand der Somatopleura ins Innere der Larve hineinbiegt. An diesem Membranteil breiten sich auch die Solenocytenbüschel dieser Äste aus.

Die Lagerung der Solenocytenbüschel *d'* und *e* bis *e''* ist schwerer zu erkennen und kommt in der Figur nur unvollkommen zur Darstellung. Auch sie liegen der Mesenchymmembran von außen her an, die hier, wie oben gesagt, horizontal verläuft und punktiert eingezeichnet ist.

Aus dem Gesagten ist klar, daß sich alle Solenocytenbüschel an der Mesenchymmembran und zwar im wesentlichen an ihrer Außenseite und damit innerhalb des Mesenchymraumes und nicht im Cölom ausbreiten. Ob die Geißelzellen selbst die Membran durchsetzen, ist zweifelhaft. Man sieht Zellen, die ihr sicher nur lose von außen anliegen. In anderen Fällen, auch an konservierten Objekten, dagegen scheinen sie in der Membran selbst zu liegen. Es ist wohl selbstverständlich, daß ihre exkretorische Tätigkeit nicht nur im Mesenchymraum, sondern auch im Blastocöl oder Cölom zur Geltung kommt, ob aber nur mittelbar, indem sie die Exkretstoffe nur aus dem Mesenchymraum aufnehmen, in den sie erst sekundär durch die Mesenchymmembran gelangten, oder unmittelbar, indem die Geißelzellen die Exkretionsstoffe direkt aus dem Blastocöl aufnehmen, steht dahin.

Wir werden in einem späteren Abschnitte (S. 221f.) die Frage erörtern, ob die Auffassung des Mesenchymraumes als Raum im Sinne einer mit Flüssigkeit erfüllten, im wesentlichen zellenfreien Höhlung das richtige trifft, oder ob man ihn nicht von Anfang an als ein ganz lockeres Mesenchymgewebe auffassen muß. Da eine Entscheidung in dieser Frage nicht zwingend gefällt werden kann, bin ich bei Besprechung der Lagerung der Protonephridien der ersten Auffassung gefolgt. Immerhin ist die andere Deutung zu beachten, und es sei bemerkt, daß sie in Verbindung mit der Lage der Exkretionsorgane von besonderem theoretischen Interesse wäre, denn es lägen in diesem Fall die Protonephridien wie bei niederen Würmern völlig in einem mesenchymatischen Gewebe. Wir werden darauf später (S. 223) noch zurückkommen.

Versuche mit intravitaler Färbung.

Soviel ich sehe, hat noch keiner der Autoren mit Vitalfarbstoffen an der *Echiurus*-Larve gearbeitet, speziell mit solchen, die zum Nachweis der exkretorischen Funktion dienen sollen. Es seien deshalb im folgenden einige solche Versuche beschrieben, möglichst kurz, wie es dem geringen Erfolg entspricht. Verwendung fanden: Ammoniak-Karmin, Indigkarmin, Karmin, Neutralrot, Bismarckbraun und Methylenblau. Als Reagenz auf exkretorische Funktion haben Ammoniak- und Indigkarmin das meiste Interesse. Indigkarmin hatte — es wurde allerdings nur ein Versuch gemacht — keinen Erfolg. Die Protonephridien nahmen keinen Farbstoff auf. Dagegen wurde Ammoniakkarmin aufgenommen, wie folgende Versuche zeigen: Die Larven wurden in ziemlich konzentrierte Lösung von Ammoniakkarmin in Seewasser gebracht*). Nach 1—3 Tagen hatten die Vakuolen der Hauptäste der Protonephridien und des Nephroducts einen deutlichen Stich ins Rötliche und außerdem waren kleine gefärbte Granula in der Wand vorhanden. Die Solenocyten-Zellen selbst blieben stets ohne Farbstoff. In Fig. 76 *a* ist ein derart behandeltes Protonephridium einer zehn Tage in $^1/_2$-konzentrierter Lösung lebenden Larve abgebildet. An einzelnen Stellen zeigten die Äste blasige, anormale Auftreibungen. Die Figur zeigt, daß der Effekt der intravitalen Färbung keineswegs sehr groß ist. Ferner sei betont, daß er nicht durchaus spezifisch auf die Exkretionsorgane beschränkt ist, oder sich im Versuchsverlauf spezifisch auf sie beschränkt. Wir finden vielmehr eine rötliche Färbung auch bei Zellen des Cöloms und einen rötlichen Anflug bei den Zellen des Trochus. — Das Resultat der Versuche ist somit dies: Die Reaktion der Protonephridien gegenüber dem für Exkretionsorgane als spezifisch bezeichneten Farbstoff Ammoniakkarmin ist positiv, aber wenig intensiv, und ob sie als spezifische Reaktion in exkretorischem Sinn betrachtet werden darf, ist zweifelhaft, weil sie nicht auf die Exkretionsorgane beschränkt ist.

Wie oben gesagt, habe ich auch andere Vitalfarbstoffe verwendet. Methylenblau war ohne bemerkenswerte Wirkung. Mit Neutralrot und Bismarckbraun aber konnte eine ausgedehnte Färbung zahlreicher Organe und Zellen erzielt werden. Die Tiere kamen auf 24 Stunden in die Lösung, dann, mit zahlreichen Farbbrocken im Darm, in reines Seewasser. Es färbten sich in 2—3 Tagen Teile des Ektoderms, besonders auch die Zellen der Wimperkränze, ferner Zellen des Darmes. Endlich enthielten auch die Blasenzellen des Flimmerapparates, die mit Ammoniak- und Indigkarmin ungefärbt bleiben, bei Neutralrot und Bismarckbraun mehr oder weniger zahlreiche Granula. Die Protonephridien zeigten in der Wandung der Sammeläste, als sie am vierten Tage nach Beginn des Experiments untersucht wurden, zahlreiche große Granula und Vakuolen mit gefärbtem Inhalt. Die Geißelzellen selbst blieben ungefärbt.

Auffallend war, wie langsam die Vitalfarbstoffe wieder ausgesondert wurden, obgleich

*) Aus einer gesättigten Stammlösung von Ammoniakkarmin in Seewasser wurde ein Teil zu 1, 2 oder 5 Teilen Seewasser gesetzt.

die Tiere in reinem öfter gewechselten Wasser weiterlebten. Noch 19 Tage nach Beginn des Versuchs waren in den Nephridialwandungen zahlreiche Granula zu finden. Die gleiche Erfahrung machte ich auch bei einem Karminversuch. Zwei Larven kamen am 18. März in eine Karminlösung, am 19. zeigte sich eine rote Marmorierung des Vorderdarmes. Zu einer ausgedehnten Färbung des Körpers wie bei Neutralrot oder Bismarckbraun kam es nicht. Die Larve wurde am 20. März in reines Seewasser zurückversetzt. Sie enthielt zu dieser Zeit Karminbrocken im Darm. Am 28. März fanden sich zum erstenmal Karminkörnchen in den Wänden der Sammeläste der Protonephridien — die Brocken im Darm waren mittlerweile verschwunden: am 3. April waren immer noch zahlreiche und sogar am 14. Mai noch einige karmingefärbte Granula in den Wänden der Exkretionskanäle zu finden. Auch manche Cölomzellen waren noch granuliert.

F. Anhang: Über die Licht- und Wärmereaktion der Echiuruslarven.

Stellt man die Gefäße, in denen die Larven gehalten werden, dunkel, so findet man die Larven nach einiger Zeit an oder nahe unter der Oberfläche schwimmend. Setzt man dann ein solches Gefäß dem Licht aus, so sinken die Larven in kurzer Zeit auf den Grund. Aus dieser Beobachtung ergab sich unter anderen die Frage: Wie reagieren die Larven auf Licht und: Sind, abgesehen vom Licht, noch andere Faktoren bei dem Absinken im Spiele? Es wird sich zeigen, daß auch die Wärme ein Absinken auslöst.

A. Einfluß des Lichts. Die Versuche wurden mit einem Material von ca. 30 Larven im Frühjahr 1913 angestellt. Weitere Larven standen mir damals nicht zur Verfügung. Eine Wiederholung im Jahre 1914 bestätigte das Resultat. Eine Serie von Versuchen bestand lediglich darin, daß das Zuchtgefäß (vgl. S. 55) mit den Larven zuerst in das mit Blech ausgeschlagene große untere Aquarium gestellt wurde, wie es in jedem Zimmer der Neapler Station sich vorfindet. Das Gefäß stand dort in ganz schwachem, schief von oben hereinfallendem Licht, nicht aber unter totalem Lichtabschluß. Nach einiger Zeit fanden sich die Mehrzahl der Larven nahe der Wasseroberfläche schwimmend vor. Nur wenige*) rotierten am Boden herum. Hie und da war das Resultat weniger deutlich; einmal schwamm nur die Hälfte.

Dann wurde das Gefäß auf den Tisch in diffuses Licht gestellt; in kurzer Zeit, in 3, 5, 10, 15 Minuten, sanken alle, seltener nur fast alle schwimmenden Larven ab. Nur wenige**) zeigten keine Reaktion und rotierten in den oberen Schichten des Gefäßes weiter. Wurde daraufhin das Glas wieder in den Blechkasten gebracht, so begann das Aufsteigen von neuem.

Für genauere Versuche wurden die Larven in ein ca. $^1/_2$ m langes Glasrohr von $3^1/_2$ cm Lichtweite verbracht. Der Gang des Experiments, welches mehrmals wiederholt wurde, war

*) Einzelne Zählungen: von 30 Larven 2, 4, 6 Stück.
**) Einzelne Zählungen: von 30 Larven 2, 3, 3, 4, 6 Stück.

folgender: Am 23. IV. 13 wurden 28 Larven verwendet und zwar solche, die im verdunkelten Glasgefäß oben schwammen. Das Rohr wurde im Lauf des Morgens in die dunkle Ecke des erwähnten Blechkastens gestellt.

11^{15}: 20 Larven dicht unter der oberen Wasserfläche
3 Larven in mittlerer Höhe
5 Larven am Boden rotierend.

Nun wurde das Rohr in das obere Aquarium mit Glaswänden, also in diffuses Licht, gestellt. 11^{30} schwimmen nur noch 7, 11^{40} nur noch 2 Larven. Alle anderen am Boden. Die Temperatur war in beiden Aquarien $15^1/_2{}^0$ C, kann also keinen Einfluß gehabt haben.

Nachdem nun sichergestellt war, daß das Licht einen Einfluß auf das Schwimmen der Larven hat, war zu untersuchen, ob ein wirklicher negativer Phototropismus besteht, derart, daß sich die Larven wirklich von der Lichtquelle entfernen, oder ob das Licht. gleichgültig aus welcher Richtung es kommt, nur als Reiz wirkt. Die Versuche machen wahrscheinlich, daß nur eine Reizwirkung vorhanden ist. Legt man das oben gebrauchte, und im vorliegenden Versuch in eine mattschwarze Papierrolle gehüllte Rohr horizontal, mit dem einen offenen Ende der Rolle der Lichtquelle zugekehrt, während das andere Ende dunkel gehalten wird, so daß also nur durch die Stirnwand Licht eintreten kann, und verteilt man eine Anzahl Larven ungefähr gleichmäßig in der Rohrstrecke, so müßten sich, wäre negativer Phototropismus vorhanden, die Larven nach einiger Zeit am dunkeln Ende angesammelt finden. Dies ist nicht der Fall, die Larven bleiben ungefähr über die ganze Rohrstrecke verteilt. Sorgt man andrerseits dafür, daß zu Beginn des Versuchs alle Larven am hellen Ende angesammelt sind, so findet allerdings bei längerer Versuchsdauer eine Verteilung der Larven über eine größere Rohrstrecke statt, aber sie ist nicht entschieden: zu einer Ansammlung im dunkeln Ende kommt es nicht. Sind endlich zu Beginn des Versuches alle Larven am dunkeln Ende angesammelt, so findet in einiger Zeit (Versuch zwei Stunden) eine Ausbreitung nach dem Lichtende statt, im gleichen Maße, wie sie vorher vom hellen nach dem dunkeln Ende hin eintrat.

Alle diese Resultate zeigen uns, daß eine spezifische Bewegung der Larven vom Licht weg oder zum Licht hin nicht stattfindet. Vielmehr reagiert die Larve nur durch Absinken auf Licht, durch Aufsteigen auf Dunkel. In gleichem Sinne sprechen auch Versuche, wenn das Rohr senkrecht steht und nur von oben oder unten beleuchtet wird, während die Seitenwände von schwarzem Papier eingehüllt sind. Ob das Licht von oben oder unten kommt, ist gleichgültig.

B. Einfluß der Temperatur. Ich gebe folgenden Versuch mit 23 Larven vom 24. IV. 13 wieder: Verwendet wurde wiederum das genannte Rohr, welches, um den Lichteinfluß auszuschalten, völlig in schwarzes Papier eingewickelt wurde.

3^{10} 19 Larven im obersten Rohrfünftel,
1 Larve in der Mitte,
3 am Boden.

Die Temperatur des Wassers betrug 16° C.

3^{20} wurde das Rohr in Wasser von 19° C gestellt und dafür Sorge getragen, daß während des ganzen Versuchs diese Temperatur weiter bestand.

Nun wurde von Zeit zu Zeit der Stand der Larven kontrolliert.

3^{35} 18 Larven im obersten Rohrfünftel,
5 Larven in unterer Rohrhälfte.

3^{50} 11 Larven in oberer,
12 in unterer Rohrhälfte.

4^{20} 7 Larven in oberer Hälfte,
alle andern nahe dem Boden.

4^{45} 16 Larven im obersten Rohrfünftel,
4 in unterer Hälfte,
3 am Boden rotierend.

5^{15} 20 Larven im obersten Fünftel,
3 Larven in unterer Hälfte.

Der Versuch zeigt eine deutliche Reaktion der Larven auf Erhöhung der Temperatur: sie bewirkt Absinken der Larven. Er zeigt auch, daß nach einiger Zeit die Wirkung der erhöhten Temperatur verschwindet: der Reiz hat aufgehört, die Larven steigen, da sie dunkel gehalten werden, wieder auf.

Ein zweiter, ähnlich angelegter Versuch mit Erhöhung der Temperatur um 5° C hatte gleichen Erfolg, Erhöhung der Temperatur um 2° hatte dagegen nur geringe Wirkung.

Temperaturerhöhung wirkt somit auf die Larven wie Belichtung: sie löst ein Absinken der Larven aus. Lichteinfluß und Temperaturerhöhung haben ähnliche Wirkung. Es ist auch daraus zu folgern, daß es sich nicht um spezifische, sondern eine allgemeine Reizwirkung handelt — vermutlich auf den Schlag der Cilien der Wimperkränze. Wenn diese durch Abwärtsschlagen die Larve in bestimmter Höhe halten, so muß, wenn er verlangsamt oder schwächer wird, die Larve, da sie spezifisch schwerer als Wasser ist, absinken. Bei den Temperaturversuchen kann allerdings auch die Veränderung der Reibung in der Flüssigkeit infolge der Temperaturveränderung eine Rolle spielen.

IV. Entwicklungsperiode: Die Metamorphose.

Die Metamorphose der Larve, wenn man die Umwandlung zur Wurmform und Wurmorganisation überhaupt als solche bezeichnen will, beginnt nicht in allen Körperbereichen gleichzeitig. Eine ganze Anzahl von Organen, die in das Wurmindividuum übergehen, werden ja auch schon früh in der Larve angelegt: in noch jungen Larven finden wir ein wohlentwickeltes Bauchmark und eine Schlundkommissur; beide finden wir im wesentlichen wie in der hochorganisierten Larve (dritte Periode) auch während der Metamorphose vor. Ebenso

ist es mit den Borsten. Sie treten schon früh auf und nehmen später nur noch an Größe zu. Auch die Analblasen, die in der Larve noch einen einfachen Bau haben, werden in ihrer Entwicklung von der Metamorphose nicht stark berührt. Sie bekommen erst später im verwandelten Tier durch Vermehrung der Trichter einen komplizierteren Bau.

Dagegen erfahren in Zusammenhang mit der Verwandlung starke Abänderung oder weitgehende besondere Differenzierung:

1. Die äußere Körperform, insbesondere die Episphäre, die sich zu dem typischen löffelförmigen Kopflappen des *Echiurus* umgestaltet, und die vor der Rumpfanlage liegende Zone der Hyposphäre, welche einer starken Verkürzung anheimfällt und die Wurzel des Kopflappens bildet.

2. Der Darm, der teilweise sich rückbildet, teilweise stark in die Länge wächst.

3. Das Mesenchym. Es ist an der Bildung des Hautmuskelschlauches in hohem Maß beteiligt. S. 129 ff.

4. Das Mesoderm, dessen somatisches Blatt, wie wir schon auf S. 129 ff. beschrieben haben, einen Teil der Muskulatur, vor allem der Körperwand, und nun weiter als besondere Bildung das Diaphragma liefert.

Außerdem entwickelt sich ein geschlossenes Blutgefäßsystem, dessen Anfänge freilich auch schon vor die Metamorphose zurückreichen.

Von meinen Vorgängern hat Salensky bereits 1876 (S. 323) zutreffend die allgemeine Umwandlung der Form, die Bildung des rinnenförmigen Kopflappens, die Gestalt des Körpers, die Ausbildung der Papillenringe und die Längenzunahme des Darmes geschildert. Man vgl. seine Fig. 2, 3 und besonders 4. 1880 hat Hatschek weitere Beobachtungen mitgeteilt und endlich ist die zweite, neuere Arbeit Salenskys (1908), die leider nur eine sehr unzureichende Illustration besitzt, fast ausschließlich der Metamorphose gewidmet. Eine gelegentlich in Messina gefundene Larve hat Senna (1908) beschrieben.

Ich werde bei der Beschreibung dieses Entwicklungsabschnittes im wesentlichen auf meine eigenen Beobachtungen abstellen.

A. Die äußere Morphologie.

1. Die Form.

Die Larve hatte vor der Metamorphose noch die Form einer Kugel, deren beide Hälften von der Episphäre und der Hyposphäre gebildet wurden. Jetzt erhält sie zunächst mehr und mehr die Form eines gestreckten Doppelkegels, wie ihn Hatschek (1880, S. 23, Fig. 5 und 6) und Salensky (1908, Fig. 3) bereits beschrieben, dessen beide Teile bald niedriger, bald höher sind, je nach dem Kontraktionszustand des Muskelrings in der adoralen Wimperzone und der vom Scheitel der Episphäre in die Aftergegend führenden larvalen Längsmuskeln (man vgl. die Fig. 77, 78, 79, 80 u. a.). Während der Metamorphose nimmt die Länge der Larve auf Kosten des Querdurchmessers immer weiter zu. Die Hyposphäre ver-

liert zuletzt ihre Kegelform, sie wird rundlich-länglich. Die Episphäre wird löffelförmig, der in ihr gelegene Teil der Körperhöhle wird eng und verschwindet, wie wir sehen werden, zuletzt fast völlig. Das breite Larvenmaul wird eng. Die adorale Wimperzone verschmälert sich. Von den Wimperkränzen verschwindet zuerst der anale, später die oralen. Die Flimmerbekleidung wird, wie schon HATSCHEK hervorhebt (1880, S. 23) »schließlich nur auf den sogenannten Rüssel (oder besser Kopflappen) beschränkt«.

Verschiedene Etappen für diese Veränderungen finden wir in den folgenden Figuren, die ich kurz auf ihr Äußeres charakterisieren will:

Fig. 78. Äußere Form noch doppelkegelartig. Mundspalte schon etwas verschmälert.

Fig. 79. Körper nicht mehr kegelförmig, sondern rundlich länglich. Episphäre in die Länge gestreckt. Mundöffnung rundlich, nicht mehr spaltförmig.

Fig. 80 *a* und *b*. (Seitenansicht und Vorderansicht des gleichen Tieres.) Ähnlich wie Fig. 79. Der Kopflappen ist weiter verlängert und nähert sich der Löffelform.

Fig. 5. Körper langgestreckt, walzenförmig. Der Kopflappen ist (wie auch in Fig. 5 *a*) wohl ziemlich kontrahiert. Die Mundöffnung ist eng, rundlich-dreieckig. Die Bewimperung des Kopflappens beschränkt sich auf die Ventralseite und den vorderen Rand. Die Dorsalseite und der Wulst, in dem der Mund liegt, trägt keine Wimperung. Die Wimperkränze sind verschwunden. Ähnlich SALENSKY (1908, Fig. 6*)) und SENNA (1908).

Fig. 4. Körper wie bei voriger Figur langgestreckt-walzenförmig. Kopflappen typisch rinnenförmig, ähnlich wie bei dem erwachsenen Tier des *E. echiurus*. Die Innenfläche und der Vorderrand der Rinne ist bewimpert. Die Außenfläche und die ganze Wurzel des Kopflappens (von der Mundlippe an nach hinten) trägt keine Cilien. Die Wimperkränze sind naturgemäß verschwunden.

Das Schicksal einzelner äußerer Charaktere müssen wir noch gesondert betrachten. Es betrifft das die Pigmentierung, die Papillen und den Verlauf der Commissuren, die man ebenfalls, zum Teil wenigstens, von außen her erkennen kann. Endlich ist eine Betrachtung der Entstehung des Kopflappens und insbesondere seiner Wurzel von hohem Interesse.

2. Die Pigmentierung und die Papillen.

Über die Pigmentierung geben die Fig. 5 und 5a Aufschluß. Wie sie zeigen, und wie übrigens schon HATSCHEK (1880, Fig. 5) zutreffend beschrieben hat, ist das Pigment am Kopflappen und am Körper verschieden angeordnet. Der Kopflappen und die Zone des Mundwulstes, in der der Mund liegt, ist gleichmäßig pigmentiert. Eine Ausnahme machen nur zwei breite Streifen, die vom Mund an nach dem Vorderrand des Kopflappens führen. Diese sind (vgl. besonders unsere Fig 5a) pigmentfrei und entsprechen dem Verlauf der Commissuren, da die Ektodermzellen in ihrem Bereich kein Pigment entwickeln. Außerdem ist der eigentliche

*) SALENSKYS Fig. 5 ist offenbar abnorm oder wurde demoliert.

Kopflappen von dem Wulst durch einen schmalen pigmentfreien Reifen getrennt, der dem jetzt rückgebildeten präoralen Wimperkranz entspricht. Am Körper selbst, d. h. vom Wulst an nach hinten, hat das Pigment eine andere Anordnung. Es ist hier nicht gleichmäßig verteilt, sondern in Ringen konzentriert, und zwar finden wir drei Ringe vor den Bauchborsten und eine größere Anzahl, in Fig. 5 ungefähr 13, hinter ihnen, so daß also der ganze Körper des Tieres der Fig. 5 16 Pigmentringe besäße.

Ich habe leider der Pigmentierung, die nur am lebenden Objekt studiert werden kann, seinerzeit (1912), als ich zahlreichere alte Stadien zur Verfügung hatte, keine große Aufmerksamkeit geschenkt. Daher kann ich die Zahl der Pigmentringe bei Fig. 5 nur approximativ angeben. Ferner habe ich seinerzeit über die Färbung der Fig. 4 (ebenfalls 1912) nur wenige Notizen aufgezeichnet, wonach der Körper als »braun-grau«, der Kopflappen als »grün« bezeichnet ist. Der Körper des Tieres wurde deshalb nicht koloriert. Dagegen ist die Verteilung des Pigments bei allen Figuren genau richtig, da ich darüber seinerzeit Schwarz-Weiß-Zeichnungen angefertigt habe.

Hatschek hat über die Pigmentierung Angaben gemacht, die von den in meinen Bildern gegebenen Verhältnissen abweichen, denen ich jedoch, weil meine Zeichnungen gewisse Lücken aufwiesen, nur bedingt widersprechen will. Wir stimmen überein in der Anordnung des Pigments im Bereich des Körpers zu gut abgegrenzten Ringen. Dagegen wird nach seiner Schilderung die Pigmentierung der Episphäre in den alten Larven (meine Stadien Fig. 80) »rasch rückgebildet; sie ist bald nur auf einen Streifen vor dem präoralen Wimperkranz beschränkt und verschwindet zuletzt gänzlich« (1880, S. 23). Darnach müßten die Stadien meiner Figuren 4, 5 und 5a ganz oder fast ganz pigmentfrei sein, was, wie wir gesehen haben, nicht zutrifft.

Dagegen stimmen meine Bilder mit Salenskys Beschreibung (1908, S. 312) der Pigmentierung an der Episphäre ziemlich gut überein, während die Hyposphäre bei den Larven dieses Autors weniger Pigment zeigt als die meinigen. »Das grüne Pigment«, sagt er, »ist nur in dem vorderen Teil derselben gesammelt, welcher dem Intertrochalraum entspricht« (S. 313). Dies ist, wie wir unten sehen werden, nicht richtig. Das Pigment reicht über den Intertrochalraum*) nach hinten hinaus bis an den Vorderrand des papillentragenden, mit Mesoderm ausgekleideten Rumpfes, eine Zone, die allerdings eine starke Verkürzung erfährt.

Über die Verhältnisse der **Papillen** geben uns die Fig. 80a, 5 und 5a Auskunft. Es sind solide Epithelhöcker, deren Bau wir später noch kennen lernen werden. Hier interessiert uns nur die Topographie. Sie sind, was schon Hatshek (l. c. S. 24) und nach ihm Salensky (1908) und Senna (1908) betont hat, in Ringen angeordnet, und zwar wechseln Papillenringe und Pigmentringe regelmäßig miteinander ab. Somit gelten für Pigment und Papillen die gleichen Schlüsse: Papillen trägt, was unsere Figg. 5 und 5a klar erkennen lassen, nur der hintere, größere

*) Als Intertrochalraum bezeichnet Salensky (1904, S. 12) nur die Zone »zwischen dem Prototroch und Mesotroch«. Vgl. S. 59.

Teil des Körpers, soweit die Pigmentringe reichen. Der vordere Teil des Kopflappens und, was besonders bemerkt zu werden verdient, auch die wulstförmige Zone, an deren Vorderrand der Mund liegt (Fig. 5a), sind papillenlos. Aus dem, was ich über die Verteilung der Pigmentringe gesagt habe, folgt auch, daß die größere Zahl der Papillenringe hinter den ventralen Borsten, einige aber, in Fig. 5 zwei, in 5a drei, vor den Borsten liegen, eine Verteilung, von der auch schon HATSCHEK berichtet hat. Es »entfallen«, sagt er, »auf die hintere Kopfregion [damit ist der vor den Borsten gelegene Bereich verstanden] vier Papillenkreise« (l. c. S. 24). (Die geringe Abweichung zwischen seiner und meiner Zahl [drei] beruht lediglich darauf, daß er den Papillenkranz, der dicht vor den Austrittsstellen der Borsten liegt oder in dem diese selbst liegen, zur Kopfregion zählt, während ich ihn zum hinteren Abschnitt rechnete.) Übrigens habe ich die Zahl der Papillenkreise als etwas schwankend befunden. Ich fand (wie auch SALENSKY, 1908 in seiner Fig. 6) vor den Borsten manchmal nur zwei Ringe, hinter den Borsten (den Ring, in dem sie liegen, eingeschlossen) 11—13, während die beiden alten Individuen der HATSCHEKschen Bilder Fig. 6 und 7 im ganzen 18 oder 19 (16 + 3) Papillenkreise besitzen. In gewissem Grade hängt dies vom Alter ab (vgl. S. 18 dieser Arbeit).

Die Topographie der Papillen und der Pigmentierung hat für das Verständnis des *Echiurus*-Körpers ein erhebliches Interesse, weil sie uns erlaubt, die einzelnen Bereiche der Larve mit den Körperabschnitten der alten Verwandlungsstadien und des jungen Wurmes in Beziehung zu setzen.

Wir können an der Larve (s. Fig. 78 und 80) — von den besonderen Verhältnissen des Hinterendes mit dem Analfeld abgesehen — drei Abschnitte unterscheiden: erstens die Rumpfanlage, welche vom Hinterende bis zum Vorderrand des Mesoderms reicht und den größeren Teil der Hyposphäre umfaßt, zweitens die Episphäre, die den Vorderkörper bis zum präoralen Wimperkranz umgreift, und drittens den zwischen beiden liegenden Gürtel, der nach vorn vom präoralen Wimperkranz, nach hinten vom Mesodermrand begrenzt wird. Wir wollen aus Gründen, die an anderer Stelle auseinandergesetzt werden sollen, die drei Abschnitte als Soma (*SO* = Rumpfanlage der Hyposphäre), als Prostomium (*PSt* = Episphäre) und als Peri-Metastomium (*PMSt* = zwischen beiden liegender Gürtel) bezeichnen. Es wäre also das Prostomium der vorderste Körperabschnitt bis zum präoralen Trochus, das Soma der größte Teil des Körpers bis zum Vorderrand des Mesoderms*), während das Peri-Metastomium einerseits die adorale Wimperzone, dazu aber auch noch den vordersten Teil der Hyposphäre umfaßt, der zwischen dem postoralen Wimperkranz und dem Vorderrand des Mesoderms liegt. Vgl. auch S. 185.

Die Entwicklung dieser drei Larvenabschnitte zu den drei Abschnitten des Wurmes kann man an Hand der Pigmentierung und der Papillen durchverfolgen. Da ich leider von den Stadien der Fig. 80 keine Zeichnung der Pigmentierung besitze, muß ich mich dabei

*) Der Rand des Mesoderms wird während der Metamorphose, wie ein Vergleich von Fig. 78 und 80 zeigt, nach vorn verschoben. Ich gehe darauf hier, wo wir uns nur an die Pigment- und Papillentopographie halten wollen, nicht ein. Das Mesoderm wird weiter unten behandelt. Vgl. u. a. S. 149 f., 154, 159 f., 172, 181 ff.

ausschließlich an die Verteilung der Papillen halten. Vergleiche auch für die Parallele mit der inneren Organisation die Schemata Fig. VII *a—e* auf S. 160.

In Fig. 80a, die noch mehr larvalen Charakter hat als Fig. 5, sind die Papillen der vordersten drei Papillenkreise*) eingezeichnet. Ebenso weit reicht auch das Mesoderm in Form der Somatopleura nach vorn. Darnach ist durch die vordere Grenze der Papillenzone auch äußerlich die vordere Grenze des Rumpfes (Soma) und die hintere Grenze des Perimetastomiums bestimmt**). Andererseits ist durch den präoralen Wimperkranz die Grenze zwischen dem Perimetastomium und dem Prostomium gegeben.

An die Fig. 80a läßt sich die ältere Larve Fig. 5a (und 5) leicht anschließen. Wieder ist hier die vordere Grenze des Somas durch den vordersten Papillenring (und den vordersten Pigmentring) die Grenze zwischen Prostomium und Peri-Metastomium aber durch die vor dem Mund verlaufende Furche gegeben. Daraus geht ohne weiteres hervor, daß wir den Wulst (*PMSt*), in dem der Mund liegt, der als Peri-Metastomium bezeichneten Zone gleichsetzen müssen, d. h. dem Abschnitt, der sich in der Larve aus der adoralen Flimmerzone und dem daran anschließenden, bis zum Mesodermrand reichende Stück der Hyposphäre zusammensetzt. Daß die larvale Episphäre dem Prostomium (*PSt*) und die Rumpfanlage der Larve dem Soma (*So*) entspricht, ergibt sich damit von selbst.

Hatschek hat diese Beziehungen zwischen Larve und Wurm auch, wenngleich nur kurz, betrachtet, ist aber zu anderen Ergebnissen gekommen. Er schreibt: »Die orale und präorale Region des Kopfes wird zum löffelförmigen Rüssel, die postorale Kopfregion, die nach vorne zu scharf abgesetzt erscheint, verschmilzt mit dem eigentlichen Rumpfe ohne scharfe Abgrenzung« (S. 25). Nach unserer Terminologie heißt das: Die Episphäre und die adorale Wimperzone wird zum Kopflappen (samt dem Mundwulst), die Hyposphäre, und zwar vom postoralen Wimperkranz an nach hinten, wird zum Rumpf, wobei besonderes Gewicht auf seinen Satz zu legen ist, daß auch »die postorale Kopfregion« in den Rumpf eingeht. Es wird also das ganze, von den Borsten bis zur adoralen Wimperzone reichende Stück zum Rumpf geschlagen. Wir haben nun aber gesehen, daß dies nicht zutrifft. Der vor dem Mesodermrand (d. h. vor dem vordersten Papillenkranz, aber hinter dem postoralen Wimperreif) liegende Teil der Hyposphäre verschmilzt nicht mit dem Rumpf, sondern mit der oralen Region zu dem von uns beschriebenen Mundwulst oder Perimetastomium. Wir werden auf diese Fragen, die für das Verständnis zahlreicher Eigentümlichkeiten der Organisation des Vorderendes wichtig sind, noch zurückkommen. Vor allem wird zu betonen sein, daß gewisse Teile wichtiger Organe, so die Gabelstelle des Bauchmarks in die Commissuren und des Bauchgefäßes in die Kopflappengefäße nicht in den Rumpf, sondern in das Perimetastomium gehören. Hatschek hat

*) Die hinteren Papillenringe interessieren uns hier nicht. Sie sind deshalb in der Figur weggelassen. Auch sind nur die gerade im Profil gesehenen Papillen angegeben.

**) Die Borsten liegen hier nicht mehr wie in dem jüngeren Stadium von Fig. 78 nahe am Rand des Mesoderms. Wir werden dennoch auf Grund der inneren Organisation die beiden Stadien leicht aufeinander beziehen können.

die selbständige morphologische Bedeutung dieses Stückes gegenüber dem Rumpf sowohl wie auch gegenüber dem vorderen präoralen Abschnitt des Kopflappens nicht erkannt.

Außer Hatschek hat Salensky in seiner Arbeit 1908 einige Bemerkungen über den morphologischen Wert der Larvenabschnitte gemacht, aus denen allerdings ein klares Bild nicht zu gewinnen ist. Er gibt summarisch an, »daß die Episphäre der Larve in den Kopflappen, die Hyposphäre — in den Rumpf des Wurmes sich verwandelt« (S. 311).

Ich habe die Beziehungen der verschiedenen Körperabschnitte zueinander so eingehend besprochen, weil wir nun die äußere Morphologie des jungen, fertig verwandelten *Echiurus*-Wurmes besser verstehen können. An Fig. 5 und 5a schließt sich ohne Schwierigkeiten Fig. 4 an, die ich, da es der einzige fertig verwandelte *Echiurus* ist, den ich züchten konnte, etwas näher beschreiben will. Ich habe einiges schon S. 144 berichtet. Das Tier besitzt den typisch rinnenförmigen Kopflappen oder Rüssel, an dem noch ziemlich viel grünes Pigment zerstreut ist und der bereits etwa die Länge des Rumpfes erreicht hat. Man sieht in ihm den Verlauf der Schlundcommissur (*co*) und des dorsalen Blutgefäßes (*dkg*). Wesentlich ist, daß (vgl. Hatschek Fig. 7) der Kopflappen jetzt nicht mehr aus zwei gegeneinander abgesetzten Teilen besteht. Der für Fig. 5a charakteristische Wulst, der schon in Fig. 5 zum Teil ausgeebnet war, ist ganz verschwunden. Statt dessen aber finden wir jetzt am Grund der Kopflappenrinne zwei charakteristische Lippen, die den Mund als sein Hinterrand abgrenzen, und die auch am erwachsenen *Echiurus echiurus* zu finden sind. Der Mund liegt also nicht auf der Grenze von Kopflappen und Körper, sondern ein, wenn auch nur kurzes, Stück weit vor dem Körperansatz im Kopflappen selbst. Dies hat seinen Grund gerade in dem eben besprochenen Verhalten der drei Körperabschnitte. Die Lage des Mundes im Kopflappen wird bedingt durch seine Lage am Vorderrand des Perimetastomiums. Dadurch, daß dieses im Kopflappen aufgeht, bekommt der Mund seine in den Rüssel vorgeschobene Lage. Die beiden bei Fig. 4 beschriebenen Mundlippen sind das Äquivalent für den ventralen Teil des Perimetastomiums. Diese Schlußfolgerung, die vielleicht auf Grund der äußeren Morphologie noch nicht genügend fundiert erscheint, wird durch Tatsachen der inneren Organisation durchaus sichergestellt werden können.

Am Körper sind, wie in Fig. 5, jedoch weniger gut ausgebildet, Reihen von Papillen wahrzunehmen. Grünes Pigment ist, wie schon oben bemerkt wurde, an ihm nicht mehr zu sehen. Er hat eine braungraue Farbe. Auf der Bauchseite, kurz hinter der Rüsselwurzel, sollten sich die zwei Bauchborsten entwickelt haben. Das abgebildete Tier besitzt jedoch nur die eine, die zweite fehlt. Am Hinterende liegt der After. Von den beiden Kränzen der Analborsten ist äußerlich nichts zu erkennen. Sie sind aber, wie die Schnitte gezeigt haben, normal vorhanden. Gegenüber den früheren Stadien unterscheiden sie sich nur durch die beträchtlichere Größe. Ich brauche auf sie nicht weiter einzugehen. Von der inneren Organisation ist nichts zu sehen. — Das Tier wurde in konserviertem Zustande gemessen, der Körper war dann nicht mehr länglich, sondern infolge der Kontraktion kugelig und besaß 1 mm im Durchmesser. Der Kopflappen war ebenfalls 1 mm lang; die Gesamtlänge von seiner Spitze bis zum After beträgt demnach 2 mm.

3. Die Lage der Borsten.

Über die Borsten, soweit sie äußerlich sichtbar werden, ist nicht viel zu sagen. Die ventralen Borsten liegen bei den alten Individuen (Fig. 5 und 5a) im dritten oder vierten Papillenring. Die analen Borsten liegen am Hinterende in den zwei Kränzen, deren Lage zu den hintersten Papillenkreisen und zum analen Wimperkranz aus Hatscheks Angaben, vor allem aus seiner Fig. 6 und 7 hervorgeht. Unsere Fig. 5 und 4 geben darüber keinen Aufschluß. Wohl aber verweise ich auf die Abbildung Textfig. III (S. 118), die das Hinterende eines jüngeren Stadiums der dritten Periode abbildet. Die Borstenringe wechseln, genau wie es sonst auch die Papillenringe tun, mit den Pigmentreifen, und zwar den beiden letzten ab.

B. Hautmuskelschlauch und Somatopleura.

Über die Ausbildung des Mesoderms, welches am Hautmuskelschlauch beteiligt ist, ist nach allem, was in den vorhergehenden Kapiteln berichtet wurde, nicht mehr viel zu sagen, zumal die Entstehung einiger Blutgefäße, an deren Bildung das Mesoderm Anteil hat, in einem besonderen Kapitel noch besprochen wird. Wesentlich aber ist die Festlegung der vorderen Grenze des Mesoderms. Wesentlich ist ferner, aus was für Elementen der Hautmuskelschlauch sich zusammensetzt und entsteht, und in welcher Beziehung diese zu den Elementen der Larvenwand insbesondere ihren mesenchymatischen Bestandteilen stehen.

Von den Mesodermstreifen aus hat sich, wie bei den Stadien der zweiten und dritten Periode beschrieben wurde, der Mesodermbelag gebildet, der als Somatopleura in Form einer Kalotte (vom Analfeld abgesehen) die Körperwand von innen auskleidet. Im Bereich dieser Kalotte entwickelte sich schon damals ein dicker Hautmuskelschlauch, der sich aus einer äußeren Ringmuskelschicht, einer mittleren Längsmuskelschicht und einer inneren Schrägmuskelschicht zusammensetzt. Wir haben diesen Bau an Hand von Fig. 74 und 75 kennen gelernt. Wir finden ihn jetzt wieder in Fig. 87, der Abbildung eines bedeutend älteren, hoch in Metamorphose stehenden Tieres. Das Präparat stellt einen Längsschnitt durch ein Teilstück der Larve dar, und zwar durch die Grenzzone zwischen dem imaginalen Rumpf und dem larvalen Vorderende. Die Grenze beider Teile, die sich schon äußerlich unterscheiden, ist durch ×—× bezeichnet. Sie ist durch die vordere Grenze des Mesoderms charakterisiert. Dieses kleidet nur die imaginale Kalotte aus. Man vergleiche dafür den oberen und den unteren Teil der Larvenwand. Aus Raumrücksichten wurde nur die eine Seite der Körperwand abgebildet. Der Darm (*md*) ist nur in Kontur gezeichnet. Unterhalb der Grenze ×—× beginnt die Rumpfwand, oberhalb die Larvenwand, in deren Bereich auch der Trochus (*prtr*), in der Figur im Querschnitt getroffen, liegt. Man vergleiche zur weiteren Orientierung über den Aufbau des Hautmuskelschlauches die Figurenerklärung. Bemerkt sei lediglich, daß auch hier, wie schon bei Fig. 74, die Längsmuskeln des Rumpfes

(*lm*) in den mesenchymatischen Raum (*my*) übertreten, wiederum ein Zeichen, daß sie nicht der mesodermalen Somatopleura (*sopl*) sondern dem Mesenchym (*my*) angehören, da eine Somatopleura an der Larvenwand fehlt.

Die Figur gibt, was uns hier besonders interessiert, einen Einblick in den Verlauf der Metamorphose gerade dieser Grenzzone. Wir hatten an Hand von Fig. 74 gefunden (S. 129 ff.), daß von den drei Muskelschichten der Rumpfwand nur eine sich auch in den Larventeil fortsetzt, nämlich die dem Ektoderm anliegende äußere Ringmuskelschicht (*rm*). Im larvalen Bereich der Fig. 87 finden wir diese Fibrillen als kleine, dunkle Querschnitte (*rm*), im Rumpfteile aber als schräg getroffene Fibrillen, die den inneren Raum der Falten, welche das Ektoderm im Rumpfteil (ekt_2) bildet, ausfüllen. Sie sind in der Rumpfwand, wie ein Blick auf die Figur lehrt, viel zahlreicher als in der larvalen Wand. Die beiden anderen Muskellagen des Hautmuskelschlauches gehen auch in diesem Stadium nicht ohne weiteres in den larvalen Abschnitt über. Die Längsmuskeln reichen wohl in den larvalen Mesenchymraum hinein. Aber wir sehen sie dort sich in unregelmäßige Fibrillen zerstreuen. Die Schicht der inneren Schrägmuskeln (*schm*), welche im Rumpf sehr deutlich sind, schließen deutlich an der Rumpfgrenze ×—× ab.

Von besonderem Interesse ist eine Bildung des Mesenchyms und des Mesoderms an der Grenzzone selbst. Diese Grenze ist jetzt zum Unterschied gegen frühere Stadien (Fig. 65, 74 u. a.) dadurch besonders betont, daß die Mesenchymmembran und der Mesodermrand als Falte weit in die Körperhöhle einspringen. Im Längsschnitt zeigt sie sich als weitvorspringender Querschnitt, im Totalpräparat und in der quer geschnittenen Larve als eine rings an der Körperwandung entlang laufende und ins Innere vorspringende Membran. Wir werden diese Membran, deren Topographie wir S. 171 eingehend beschreiben, als Diaphragma (*di*) bezeichnen, da sie dem Diaphragma des erwachsenen Tieres homolog ist*).

Da sie als Falte entsteht, ist sie aus zwei Blättern zusammengesetzt, die sich allerdings meistens nur in der Ansatzzone an der Wandung erkennen lassen, wo sie auseinander gehen.

Auch diese Diaphragma-Membran besitzt Muskulatur. Wir finden an ihr die vom Mesoderm gelieferten Schrägmuskeln (*schm*), die nun, wie es natürlich ist, einen ungefähr kreisförmigen Verlauf haben. Sie erfahren bei der Weiterentwicklung eine Verstärkung. Wir werden sie sehr deutlich bei den älteren Verwandlungstadien vorfinden. — Nach dem Gesagten läßt die Diaphragmamembran in der Mitte ein Loch frei. In der Figur ist, um dies zu zeigen, der Membranrand auch auf der linken Seite eingezeichnet. Der Darm, dessen Hauptteile bald vor, bald hinter ihm liegen, zieht sich zwischen durch. Wir werden die gleichen Verhältnisse an

---

*) Man vergleiche dazu SALENSKYs Angaben (1908, S. 364 und 367). SALENSKY hat die Höhle des Kopflappens mit Recht als Blastocöl, diejenige des Rumpfes als Cölom charakterisiert, beide aber für getrennt gehalten. Die Entwicklung des Diaphragmas hat er infolge dessen nicht wahrgenommen. Er zweifle jedoch, sagt er, nicht, »daß das SPENGELsche Diaphragma des erwachsenen *Echiurus* aus der vorderen Wand der Peritonealhöhle seinen Ursprung nimmt«.

Totalansichten (Fig. 88, 90 u. a.) wieder finden und später noch auf sie zurückkommen müssen.

Von den früheren Autoren hat SALENSKY 1908 einige dieser wichtigen Verhältnisse des Mesoderms klar erwähnt, leider aber nicht abgebildet*) und auch die Grenze des Mesoderms nicht genau festgelegt. Ich zitiere die einschlägige Stelle in extenso: »Bevor ich zu den weiteren, während der Metamorphose sich abspielenden Veränderungen des Mesoblastes übergehe, will ich bemerken, daß das letztere nie die Grenze der Hyposphäre überschreitet. Daraus dürfen wir schließen, daß das Mesoderm der Episphäre ausschließlich mesenchymatischen Ursprungs ist, während das Mesoderm der Hyposphäre hauptsächlich von dem Mesoblast vertreten ist, während die mesenchymatischen Bildungen in diesem Körperteile eine äußerst geringe Rolle spielen. Da die Episphäre . . . bei der Metamorphose in die Kopflappen, die Hyposphäre — in den Rumpfteil des Tieres übergeht, so dürfen wir den Kopfteil als rein mesenchymatischen, den Rumpf als einen mesoblastischen Körperteil betrachten« (S. 364). Das in diesen Sätzen über die Episphäre Gesagte kann ich bestätigen; die Art der Mesenchymentwicklung habe ich allerdings, wie wir sehen werden, anders beobachtet. Was den Rumpf betrifft, so haben wir — entgegen SALENSKY — auch an seinem Aufbau das Mesenchym stark beteiligt gefunden. Es bildet die Längs- und Ringmuskulatur.

Die Borstenmuskulatur.

Anhangsweise sei hier auf die Muskeln, welche sich an den Borsten ansetzen, eingegangen, für deren Studium die Metamorphosestadien infolge der Durchsichtigkeit des Rumpfes sehr geeignet sind. Ich habe ihre Entwicklung zwar nicht ins einzelne verfolgt, doch lassen einige Präparate Schlüsse in dieser Hinsicht zu.

Die Borstenmuskeln liegen alle ganz im Bereich des Mesoderms, gehen von ihm aus und sind darnach ohne Zweifel mesodermalen Ursprungs. Fig. 81 gibt eine topographische Übersicht. Es ist die Abbildung eines annähernd fertig verwandelten Tieres, das jedoch noch durchsichtig genug war, um die innere Organisation erkennen zu lassen.

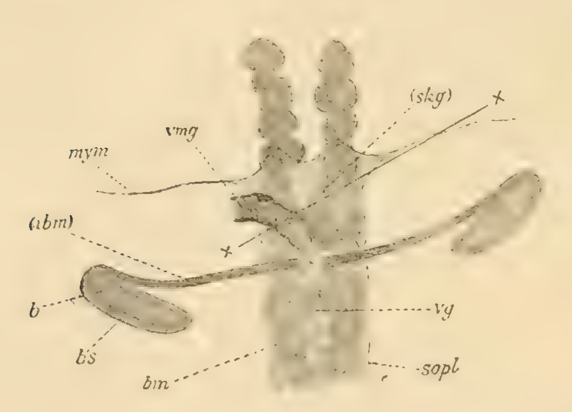
An das Hinterende der Borstensäcke setzen zweierlei Muskeln an, einerseits der Interbasalmuskel, andererseits die Basiparietalmuskeln. Der die Borstensäcke verbindende Interbasalmuskel**) (*ibm*) verläuft von einer Sackbasis quer durch die Leibeshöhle zur anderen. Für die Entwicklung dieses Muskels müssen wir auf frühere Stadien zurückgehen.

In Textfig. VI ist eine Abbildung gegeben, die ein Stück Innenansicht der ventralen Seite und zwar von einer Larve gibt, die etwas älter als Fig. 73 ist. Es sind ein Stück Bauchmark, die zu beiden Seiten davon liegenden Borsten, die Mesenchymmembran,

*) Ich darf wohl erwähnen, daß ich meine ganze Untersuchung ohne Kenntnis dieser SALENSKYschen Angaben durchführte und auf Grund umfangreicher Beobachtungen zum gleichen Resultat gekommen bin.

**) Ich folge der von SPENGEL für den erwachsenen *Echiurus* gegebenen Nomenklatur.

das Bauchgefäß, sowie die Ansätze der beiden Gefäße gezeichnet, die in die Episphäre — später den Kopflappen — führen und als Anlagen der seitlichen Kopflappengefäße gelten müssen. An die Basis jedes Borstensacks heftet sich ein Muskel an, der mit seinem anderen Ende in der ventralen Mediane inseriert, und zwar an der Stelle, wo vom Bauchgefäß (*vg*) die beiden Gefäße zur Episphäre und das zum Darm ziehende ventrale Mesenterialgefäß (*vmg*) abzweigen. Es ist wesentlich, daß die Muskeln an diesem Kreuzungspunkt (×) mit der Gefäßwand verwachsen sind. Die weitere Entwickelung macht uns Fig. 77 klar. Die Basen der Borstensäcke sind mit zunehmender Größe der Borsten in das Innere der Leibeshöhle eingesunken. Die beiden an sie ansetzenden Muskeln lösen sich dann von ihrer Insertionsstelle am Bauchmark ab und bilden nun einen einheitlichen Strang, der die beiden Hinterenden der Borstensäcke quer durch die Leibeshöhle verbindet. Wie aus Fig. 77 hervorgeht, ist dieser Strang auch jetzt in seiner Mitte mit dem Mesenterialgefäß verwachsen. Es findet offenbar, vielleicht unter dem Einfluß einer Zugwirkung des Muskels, ein Wachstum dieses Gefäßes gerade an der Vereinigungsstelle mit dem Bauchgefäß statt, denn man muß wohl annehmen, daß die Stelle des Kreuzungspunktes (×) in der Textfig. VI mit der Kreuzungsstelle des Muskels und des Mesenterialgefäßes in Fig. 77 identisch ist, und könnte sonst nicht verstehen, wie dieses mit dem Muskel in das Cölom hineinrückt. Der Zustand der Fig. 77 kommt an denjenigen von Fig. 81 schon nahe heran. In Fig. 81 ist die Verbindung mit dem Blutgefäß aber nicht gezeichnet.



Textfigur VI. Innenansicht des ventralen vorderen Mesodermbereichs einer alten Larve vom Ende der III. Periode. Zeichnung nach dem lebenden Objekt. Vergr. $^{480}/_{1}$. Orig. auf $^{3}/_{4}$ verkleinert.
b Borste, *bm* Bauchmark, *bs* Borstensack, *ibm* Muskel, aus dem sich später der interbasale Borstenmuskel entwickelt, *mym* Grenze zwischen Mesenchymmembran (nach oben) und Somatopleura (nach unten, nur im Bereich des Bauchmarks als getönter Überzug angegeben), *skg* Wurzeln der seitlichen Kopflappengefäße (diese noch nicht entwickelt), *vg* ventrales Längsgefäß, *vmg* ventrales Mesenterialgefäß, ×—× Lage des Schnittes der Fig. 95.

Im erwachsenen Tier des *Echiurus abyssalis* (Neapler Spezies) finden wir den Muskel nicht mehr so vor, wie ihn Fig. 81 zeigt. Es ist eine Rückbildung seines mittleren Teiles eingetreten. Aber die Verwachsung mit dem Mesenterialgefäß besteht noch. Der Muskel biegt bei der erwachsenen Neapler Spezies dicht um das Gefäß herum. Daß eine Verwachsung existiert, ist schon auf S. 33 f. hervorgehoben worden, und geht auch daraus hervor, daß das Gefäß vom Bauchmark her gerade auf die Muskelmitte zuläuft und erst dann, wie in Fig. 3 zu sehen ist, scharf nach hinten umbiegt. Dieser Verlauf wäre ohne die Annahme eines Zusammenhanges zwischen Gefäß und Muskel nicht verständlich.

Bei *E. echiurus* finden wir nach Spengels Beschreibung etwas andere Verhältnisse. Der Muskel ist offenbar hier während der Larvenentwicklung nicht nur einfach mit dem Gefäß verwachsen, sondern das Gefäß, muß man vermuten, umfaßt den Muskel. Da Textfig. VI uns gelehrt hat, daß Muskeln und Gefäß in der Neapler Larve beim Ansatz am Bauchmark ver-

schmolzen sind, ist das Zustandekommen einer solchen Umfassung wohl denkbar. Wir können ungefähr vermuten, wie bei *E. echiurus*, wo der Interbasalmuskel auch im erwachsenen Tier kräftige Ausbildung besitzt, das Mesenterialgefäß zu der verwickelteren Durchflechtung mit dem Muskel kommt. Es bildet um ihn herum einen bald engeren, bald weiteren Gefäßring, den wir mit Spengel (1880) als Gefäßmuskelring bezeichnen und zu dessen Entstehung ich folgende Vorstellung äußern möchte. Man darf aus dem geknickten Verlauf des Gefäßes in den Neapler Larven (vgl. Fig. 77) schließen, daß infolge der Verwachsung durch den Muskel eine Zugwirkung auf das Mesenterialgefäß ausgeübt wird. So ist es wohl nicht undenkbar, daß bei *E. echiurus* durch sie der Gefäßring zustande kommt, indem derjenige Teil des Gefäßstranges, der vor dem Muskel durchzieht, der Zugwirkung weniger wird folgen müssen, als der hinter dem Muskel durchziehende, und so möglicherweise eine Trennung des Stranges in zwei Arme zustande kommen kann. Es mag als zweites Moment, welches diese Teilung unterstützen könnte, auch noch der doppelte Ursprung des Mesenterialgefäßes aus den Rändern der beiden Mesenterialblätter zu erwägen sein.

Wir fahren nach dieser Abschweifung mit der Beschreibung der Bewegungsmuskulatur der Borsten fort.

Die zweite Muskelgruppe setzt (Fig. 81) ebenfalls an der Basis der Borstensäcke an. Es sind die Basiparietalmuskeln (*bpm*). Die meisten setzen seitlich an der Körperwand an; nur ein Strang geht in medianer Richtung und inseriert beim Bauchmark. Die Zahl der Basiparietalmuskeln ist im erwachsenen Tier noch wesentlich vermehrt, und ihre Ansätze an der Körperwand verteilen sich dann auf den ganzen Nachbarbezirk der Körperwand bis zur Rückenmedianlinie hinauf.

Der dritte Muskel endlich entspringt nicht an der Basis der Borstensäcke, sondern an ihrer Mündung und zieht seitwärts an die Körperwand. Auch er ist in Fig. 81 deutlich zu sehen. Wir bezeichnen ihn nach Spengel als Parietalmuskel (*pm*). Für seine Ausbildung am erwachsenen Neapler Tier verweise ich auf S. 13, für diejenige bei *E. echiurus* auf Fig. 16 der Spengelschen Arbeit (1880).

C. Die Entwicklung des Kopflappens.

1. Eigene Beobachtungen.

Wir haben im vorhergehenden Abschnitt die Diaphragma-Membran beschrieben und ihre Bedeutung als Grenze zwischen mesodermaler und ektodermal-mesenchymatischer Zone erkannt. Sie bezeichnet dementsprechend auch die Grenze vom Cölom und Blastocöl im Körper des Tieres. Die Entwicklung des Hautmuskelschlauches der Rumpfanlage haben wir ebenfalls betrachtet und darauf hingewiesen, welche Unterschiede im Bau des vor dieser Membran liegenden Teiles und des dahinter liegenden Rumpfes bestehen. Es erübrigt noch die Entwicklung dieses vorderen Teiles, also der Episphäre und des vor dem Diaphragma liegenden

Stückes der Hyposphäre während der Metamorphose zu beschreiben: Beide zusammen liefern, wie wir S. 146ff. geschildert haben, den Kopflappen des Wurmes. Es handelt sich jetzt im wesentlichen noch um die Entwicklung des lockeren Kopflappengewebes und dessen Muskulatur, die den Hauptbestandteil dieses Körperabschnittes bilden.

In Fig. 89a und b wurde ein Stück Querschnitt durch die Rumpfwand und die Wand der Episphäre einer Larve vom Typus etwa der Fig. 80 abgebildet. Die Figur der Rumpfwand (Fig. 89a) ist leicht mit der Beschreibung der Rumpfwand bei Fig. 74 (S. 130) in Beziehung zu setzen. Wir haben gegen das Cölom (links von der Figur) hin eine Somatopleura (*sopl*), darauf nach außen folgend die Schrägmuskeln (*schm*), die beinahe ringförmig verlaufen, dann die kräftigen Längsmuskeln (*lm*) und endlich die Ringmuskeln (*rm*), an die sich das Ektoderm (ekt_2) anschließt, welches Papillen entwickelt hat, deren eine in der Figur zu sehen ist.

Die Wandung der Episphäre ist, wie die Fig. 89b zeigt, viel mächtiger als die Rumpfwand. Es bildet sich ein lockeres, an mannigfaltig verlaufenden Muskelfasern (*lm* u. ä.) außerordentlich reiches Gewebe aus. Nach außen grenzt es an das Ektoderm (ekt_1). Die dem Ektoderm anliegende Ringmuskelschicht ist in der Figur nicht klar erkennbar, da ihre dünnen Fasern im Längsverlauf schwer zu sehen sind. Wir werden sie dafür in einem Längsschnitt (Fig. 91, *rm*), wo sie quer getroffen sind, deutlicher wahrnehmen. Nach innen, gegen die Kopflappenhöhle (in Fig. 89b links gelegen) hin, besitzt das beschriebene Gewebe keinen besonderen Zellbelag. Eine Somatopleura fehlt. Die Entstehung dieses lockeren Gewebes läßt sich an einer Reihe von Figuren nachweisen. Es bildet sich in dem zwischen der Mesenchymmembran und dem Ektoderm gelegenen Raum, den wir schon öfters als Mesenchymraum kennen lernten. In jungen Larven der ersten und zweiten Periode ist der Mesenchymraum nur von sehr wenigen Mesenchymzellen durchsetzt. In der dritten Periode aber beginnt eine Zellvermehrung, wodurch allmählich der erst äußerst zellenarme Raum in ein zunächst sehr lockeres, allmählich aber zellenreicher werdendes Gewebe umgewandelt wird, in dem longitudinal verlaufende Muskelfasern vorwiegen.

Fig. 65 zeigte uns den Mesenchymraum noch beinahe zellenleer. Fig. 91, die Zeichnung einer Kombination von Längsschnitten durch eine Larve vom Stadium der Fig. 80, zeigt das allmählich entstandene Gewebe (*my*, sein Grundton ist in der Reproduktion zu dunkel geworden). Die Mesenchymmembran (*mym*) ist, wie in Fig. 89b, als seine innere Begrenzung gegen das Blastocöl hin auch in diesem Stadium noch wahrzunehmen. Nach außen dagegen wird es vom Ektoderm, dem innen die Ringmuskelschicht (*rm*) anliegt, begrenzt. Es ist nachdem Gesagten klar, daß das lockere Gewebe des Kopflappens als ein Derivat des Mesenchyms aufgefaßt werden muß. Eine Somatopleura ist auch in diesem Stadium nicht vorhanden*). Der in Fig. 91 im Kopflappen vorhandene Hohlraum ist danach als Blastocöl (*blc*) zu bezeichnen. Durch die Zunahme des Mesenchyms aber wird das Blastocöl in der Episphäre, oder wie man angesichts

*) Eine ganz sichere Entscheidung ist schwer zu treffen, da eine Somatopleura schwer nachweisbar wird, wenn sie statt aus einer typischen Zellenlage (wie im Rumpf) nur aus wenigen zerstreuten Zellen besteht. Vgl. das S. 157 gesagte.

ihrer schlanken Form schon eher sagen muß, des Kopflappens mehr und mehr eingeengt. Daß dies in Fig. 91 schon in recht hohem Grade stattgefunden hat, zeigt ein Vergleich mit Fig. 78 u. a. ohne weiteres. Der Hohlraum beträgt jetzt nur noch etwa die Hälfte des Gesamtvolumens.

Nebenbei bemerkt zeigt uns auch Fig. 91 wiederum, daß die Längsmuskelschicht des Rumpfes mesenchymatischen Ursprungs ist. Wir sehen, daß in der Grenzzone zwischen dem larvalen Vorderabschnitt und dem Rumpf die Längsmuskeln in das larvale Mesenchymgewebe übergehen. Die Muskelfibrillen, die im Rumpf eine dichte Lage bildeten, weichen hier auseinander und verlieren sich im Mesenchym. Das Präparat ist dafür allerdings ein besserer Beweis als die nur bei schwächerer Vergrößerung hergestellte Figur.

In Fig. 103 sowie 93a und b endlich ist der Endzustand der Kopflappenentwicklung wiederum nach Sagittalschnitten gezeichnet. Sie gehören dem fertig verwandelten Tier von Fig. 4 an. Fig. 103 gibt in einem Sagittalschnitt ein Übersichtsbild über das ganze Vorderende, Fig. 93a und b sind Einzelbilder aus dem gleichen Präparat. Querschnitte eines gleichen Stadiums standen mir leider nicht zur Verfügung.

Fig. 93a gibt einen Schnitt, der das dorsale Gefäß längs trifft und ungefähr in mittlerer Höhe des Kopflappens liegt. Wir finden nun kein Blastocöl mehr: das Mesenchymgewebe (*my*) hat es verdrängt. Es ist lediglich ein schlauchförmiger Hohlraum, das Gefäßlumen (*dkg*) selbst, übrig geblieben.

Etwas anderes ist es mit den Bereichen der seitlichen Gefäße; Fig. 93b stellt einen Sagittalschnitt dar, der das eine seitliche Kopflappengefäß in der Längsrichtung trifft. Hier ist eine den Kopflappen längs durchziehende Lakune des Blastocöls (*blc*) übriggeblieben: sie begleitet das Gefäß (*dkg*) als ein Rohr, in dem das Gefäß als zweiter engerer Schlauch verläuft. Außer diesen zwei den Seitengefäßen folgenden Resten besitzt der Kopflappen kein Blastocöl mehr. Es sei noch besonders darauf hingewiesen, daß auch hier das Blastocölrohr keine besondere Auskleidung, die dem Mesodermbelag im Rumpf entspräche, besitzt. Man kann alle diese Verhältnisse bei einer Durchsicht der Schnittserie von Fig. 103 leicht feststellen, mit der Zeichnung eines einzelnen Schnittes aber naturgemäß nur ein Teilbild geben. — In dem Schnitt der Fig. 103, der ungefähr durch die Mediane des Kopflappens geht, finden wir wiederum das Lumen des dorsalen Blutgefäßes (*dkg*). Der Kopflappen ist ganz von Mesenchym erfüllt. Von den Blastocöllakunen, in denen die seitlichen Gefäße liegen, ist in diesem Schnitt die eine getroffen (*blc*).

2. Angaben anderer Autoren.

Außer Hatschek und Spengel kommt vor allem die letzte Arbeit Salenskys in Betracht. Nach Salensky (1908, S. 363f.) wird das Kopflappengewebe von amöboiden Mesenchymzellen geliefert. Diese »finden sich hauptsächlich in der Episphäre«. »Sie verwandeln sich hauptsächlich in das Bindegewebe, welches die Kopflappen vollständig erfüllt.« Von der Mesenchymmembran sind sie zu unterscheiden. Diese soll sich dem Ektoderm anschließen, sich

mit diesem verbinden und eine Stützlamelle darstellen (vgl. l. c. S. 373). Danach ist wohl anzunehmen*), daß die gewebebildenden amöboiden Mesenchymzellen im Blastocöl selbst liegen, nicht aber zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran. Wir haben im Gegensatz dazu gesehen, daß das Kopflappengewebe aus der Mesenchymmembran selbst und dem zwischen ihr und dem Ektoderm sich bildenden Mesenchymgewebe hervorgeht. Mit SALENSKY stimmt dies aber doch insofern überein, als in jedem Fall das Bildungsmaterial mesenchymatischen Ursprungs ist.

Von Interesse sind für die Herkunft des Kopflappengewebes auch einige Sätze HATSCHEKS. Es schien ihm, sagt er, »daß die Längsmuskeln der Kopfregion aus dem Materiale der früheren ‚Mesodermmembran' [= Mesenchymmembran] entstehen«. Doch sei er »hierüber zu keinem sicheren Resultat gekommen; es ist möglich, daß die Mesodermmembran auch im Kopfe von anderen Zellen (den verästelten Mesodermzellen) überwachsen wird, und daß diese die Längsmuskeln produzieren« (1880, S. 24). Wie wir nun wissen, trifft in der Tat die erstgenannte Vermutung ziemlich gut zu. Es wird aber dieser richtigen Beobachtung bei HATSCHEK selbst von zwei anderen Beobachtungen widersprochen. Die Mesenchymmembran, sagt er nämlich an anderer Stelle (S. 23), »legt sich auch in der Kopfregion wieder an die äußere Haut an« und »die Leibeshöhle der präoralen Kopfregion wird immer dichter von verästelten Zellen durchsetzt« (S. 24). Wie wir sahen, ist just das Gegenteil richtig. — Ferner ist von CONN eine Angabe für *Thalassema* zu zitieren. Es sollen die »muscle-cells« des Kopflappens »multiply and beginn to fill its cavity« (1884, S. 395). Nähere Mitteilungen über die Herkunft dieser muscle-cells gibt er nicht.

Eingehend müssen wir uns endlich mit der Schilderung SPENGELS beschäftigen, die dieser (1880) von *E. echiurus* veröffentlicht und der er 1912 noch eine weitere Arbeit über den Kopflappen der Echiuriden angefügt hat. Wir haben um so mehr Grund, hier einen ins einzelne gehenden Vergleich zu versuchen, weil der erwachsene *E. abyssalis*, der mir zur Untersuchung vorlag, den Kopflappen verloren hat, also für die Vergleichung nicht in Betracht kommt. Nach SPENGEL (1880, S. 518) besitzt der Kopflappen des *E. echiurus* ein System von Hohlräumen, von denen zwei von besonderer Größe den Seitenrändern des Kopflappens entlang laufen und als engere Kanäle die seitlichen Kopflappengefäße enthalten. Diesen beiden großen Hohlräumen entsprechen, wie leicht zu sehen ist, unsere beiden Seitenlakunen mit den Seitengefäßen vollkommen. Das übrige System, für dessen nähere Beschreibung ich auf SPENGELS Arbeit (l. c. S. 518) selbst verweise, ist bei unserem jungen *Echiurus* nicht vorhanden. Ob sie später noch auftreten würden, steht natürlich dahin.

Nach SPENGEL (l. c. und 1912 a) sind alle diese Hohlräume, »die sich in den Kopflappen erstreckende Fortsetzung der Leibeshöhle«, ein Teil der Cöloms. »Die anatomische Untersuchung«, sagt er (1912, S. 361) »lehrt mit voller Sicherheit, daß im Kopflappen Hohlräume vorhanden sind, die . . . sich klar als Cölomräume kennzeichnen.«

*) Bilder gibt SALENSKY keine.

Meine Beobachtungen an dem kleinen *Echiurus* stehen zu den Angaben SPENGELS im Gegensatz. Wäre die Kopflappenhöhle ein Cölom, so müßte sie von einem mesodermalen Cölomepithel ausgekleidet werden, ähnlich wie dies am Rumpf zu finden ist. Gerade ein solches aber vermissen wir, wenn wir die Mesodermalauskleidung des Rumpfes als Vergleichsnorm annehmen, bei unserem Tier. Es fehlt, um nochmals zu wiederholen, sowohl in den beiden eben behandelten Fig. 93a und b, ebenso in Fig. 91 und 89b. Fig. 89 und 91 gehören zu frischgefangenen und sofort fixierten Larven. Ihr Zustand ist danach als typisch anzusehen. Bei Fig. 93 allerdings muß bemerkt werden, daß es sich zwar um ein morphologisch fertig verwandeltes, aber vielleicht um ein etwas kümmerliches Exemplar handelt. Es wäre also zu berücksichtigen, daß hier ein mesodermales Epithel, auch wenn es vorhanden wäre, sehr schwach ausgebildet sein könnte.

Außerdem spricht aber auch für meinen Standpunkt, daß SPENGEL selbst in seiner Beschreibung des erwachsenen Tieres (*E. echiurus*) nur sehr mit Vorsicht von einem eigentlichen Peritoneum spricht. Seine Fig. 48, welche die Einzelheiten der Seitengefäße und der begleitenden Lakunen zeigt, gibt keinen positiven Anhaltspunkt, denn es ist einleuchtend, daß auch das Mesenchymgewebe gegen die übrigbleibenden Lakunen eine gewisse membranartige Grenze besitzen muß. Es ist danach durchweg möglich, daß die Zellkerne, statt einem die Lakune auskleidenden Peritoneum anzugehören, lediglich Kerne der Mesenchymmembran sind. Dies wird schon dadurch wahrscheinlich, daß die Zunahme des Mesenchyms während der Verwandlung in dem zwischen der larvalen Mesenchymmembran und dem Ektoderm gelegenen Raume vor sich geht. Die Mesenchymmembran bleibt als Abschluß gegen das Blastocöl bestehen. Sie wird lediglich weiter ins Innere der Kopflappenhöhle vorgeschoben.

Andererseits wird der ganz sichere, positive Nachweis für das Fehlen der Somatopleura im Kopflappen aus den gleichen Gründen immer Schwierigkeit haben, denn ihre Anwesenheit braucht nicht notwendigerweise einen besonders auffallenden Kernreichtum der Wandung zu bedingen. Ein positiver Beweis ist deshalb nicht zu erbringen. Es ist mehr die ganze aus der Entwickelungsgeschichte vor allem des Mesoderms hergeleitete Auffassung vom morphologischen Wert der verschiedenen Abschnitte des Larvenkörpers und ihrer Hohlräume, die zur Ablehnung der Cölomnatur der Kopflappenhöhle führt. Es ist auch zu erwähnen, daß der SPENGELsche Text selbst in gewissem Grade unsere Interpretation zuläßt. Der Autor schreibt in der Schilderung des als Cölom betrachteten, an der Ventralfläche des Kopflappens ausgebreiteten Systems von Hohlräumen: »Hier hat sie bei *Echiurus* die Gestalt eines sehr niedrigen Hohlraumes . . ., der von zahlreichen dorsoventralen Balken durchsetzt wird. Diese sind gebildet von dem homogenen Grundgewebe, durchzogen von dorsoventralen Mukelfäden und [dies ist uns das Wesentliche] gegen die Leibeshöhle scharf begrenzt von Zellen, von denen man allein die Kerne erkennt, w a h r s c h e i n l i c h*) Peritonealzellen« (1880, S. 512). In seiner neuen Arbeit (1912a, S. 352) drückt sich SPENGEL aller-

*) Von mir gesperrt.

dings viel kräftiger zu Gunsten eines Cöloms aus. In dieser Schrift beruht die cölomatische Auffassung allerdings nicht nur auf dem histologischen Charakter der Wandung, sondern auch auf dem Nachweis der Kontinuität der Kopflappenhöhle mit dem Cölom des Rumpfes. Es ist aber nach unserer ganzen Darstellung der Larvenentwicklung, wonach das Cölom von Anfang an mit dem Blastocöl in Verbindung steht, dies kein entscheidendes Argument.

Außer Spengel hat auch Rietsch (1886) die Natur der Kopflappenhöhle bei *Echiurus* erörtert. Er betrachtet alle Hohlräume des Kopflappens — von den Gefäßen natürlich abgesehen — als künstlich durch Zerreißung entstanden. Diese Deutung ist, wie schon Spengel (1912a, S. 352 u. a.) dargetan hat und wie auch aus meinem Objekt Fig. 103 hervorgeht, sicherlich falsch. Im übrigen aber zeigt doch das Zustandekommen dieser Auffassung, daß es mit der peritonealen Auskleidung der Hohlräume im Kopflappen nicht sehr weit her sein kann. Rietsch spricht dies auch direkt aus. Er sagt von der Auskleidung jenes oben genannten Hohlraumsystems an der Ventralfläche des Kopflappens: »Leurs bords sont formés par des cellules conjonctives tout à fait analogues à celles qui existent en très grand nombre dans toute la masse conjonctive amorphe de la trompe: ces cellules ne m'ont nullement paru disposées en un épithélium« (S. 438). Meine Beobachtungen lassen sich mit dieser Darstellung gut vereinen.

Es wäre schließlich auch noch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß erst im jungen Wurm noch eine Einwanderung von Mesodermzellen oder ein Vordringen des Mesodermepithels vom Rumpf her einträte. Eine derartige Auskleidung müßte trotz ihres mesodermalen Charakters als sekundäre Bildung dem in der Larve entwickelten Mesoderm gegenüber zu stellen sein.

D. Das Bauchmark und die Seitennerven.

Ich habe S. 119 darauf hingewiesen, daß das Bauchmark während der dritten Periode des Larvenlebens kein gerade gestreckter, sondern ein stark gefalteter Strang ist, dessen wirkliche Länge diejenige des Rumpfes beträchtlich übertrifft. Dasselbe gilt, wie auch dort schon erwähnt wurde, für das Ektoderm. Auch dieses ist gefaltet und würde flach ausgebreitet die Rumpflänge um ein Mehrfaches übertreffen. Diese Erscheinung hat ihren Grund offenbar darin, daß die Streckung des Rumpfes in die Länge mit dem Längenwachstum der genannten Organe nicht Schritt hält. Es wird dadurch der Rumpf sozusagen zusammengefaltet und es entstehen Bilder, die einigermaßen, wenn auch nur oberflächlich, an die von Woltereck (1902, 1905) für die Metamorphose der *Polygordius*-Larve der Nordsee gegebenen erinnern. Ob nur die larvalen Längsmuskeln, welche von den Mundwinkeln bis zum After ziehen, die Dehnung verhindern, oder ob, was wahrscheinlich ist, auch die relativ kurze Längsmuskulatur des Rumpfes dafür in Betracht kommt, kann ich nicht entscheiden.

Während der Metamorphose tritt dann eine Streckung des Bauchmarkes ein. Seine Faltung, wie auch die des Ektoderms verschwindet oder wird sehr viel geringer. Wir finden

bei Larven des Stadiums Fig. 80 noch ein etwas gefaltetes Bauchmark, während in den Stadien wie Fig. 5 und 4 sein Verlauf höchstens noch schwach geschlängelt ist. Man wird als Ursache dieser Änderung eine allgemeine Längsdehnung des Körpers annehmen müssen. Ich habe allerdings unterlassen, sie zahlenmäßig festzulegen.

Man kann jetzt auch sehr deutlich die Seitennerven wahrnehmen, die jederseits in ziemlich regelmäßigen Abständen vom Bauchmark abgehen und unter den Papillenkreisen hinlaufen (vgl. Fig. 5). Sie sind übrigens auch schon in den Stadien der Fig. 79 und 80 vorhanden, wo sie zwar nicht eingezeichnet, wohl aber an den Schnittserien nachgewiesen wurden.

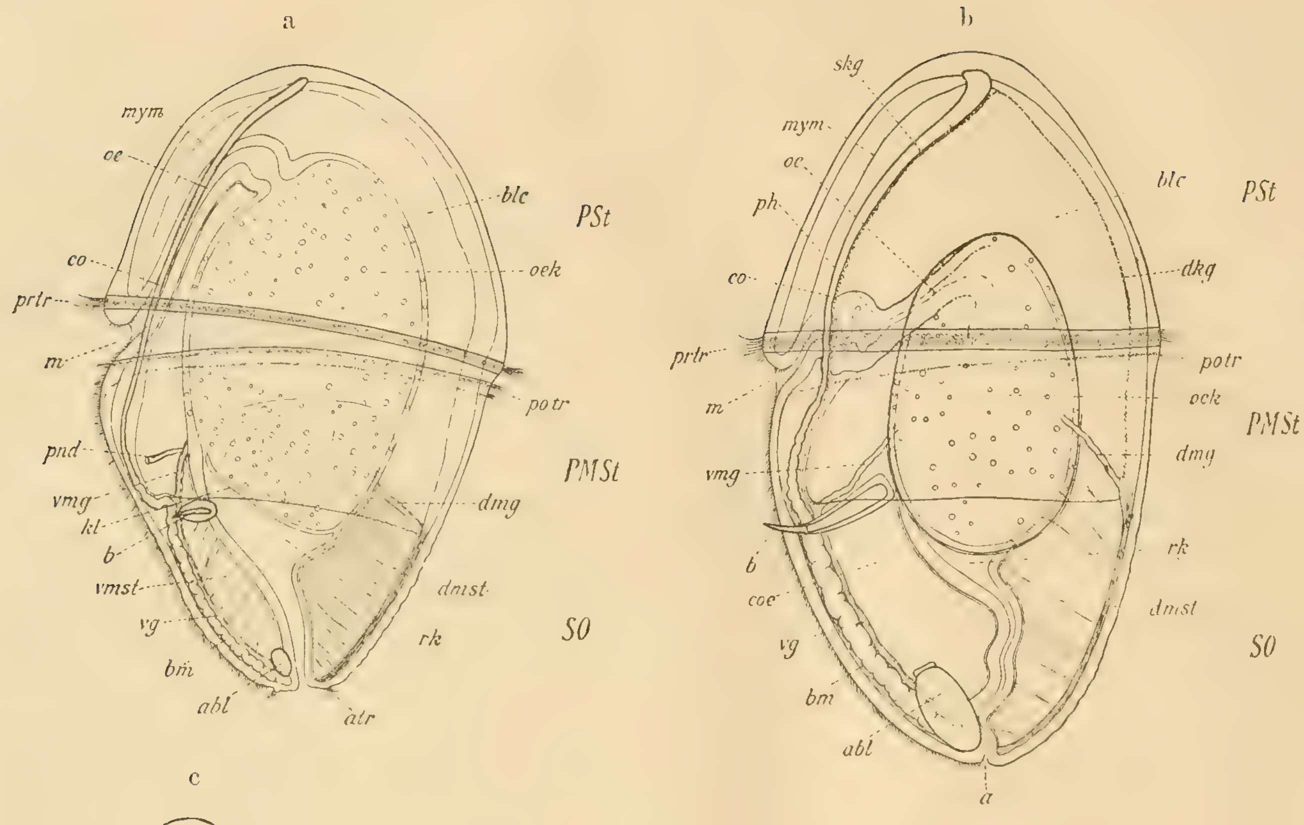
E. Die Splanchnopleura und die Metamorphose des Darmes.

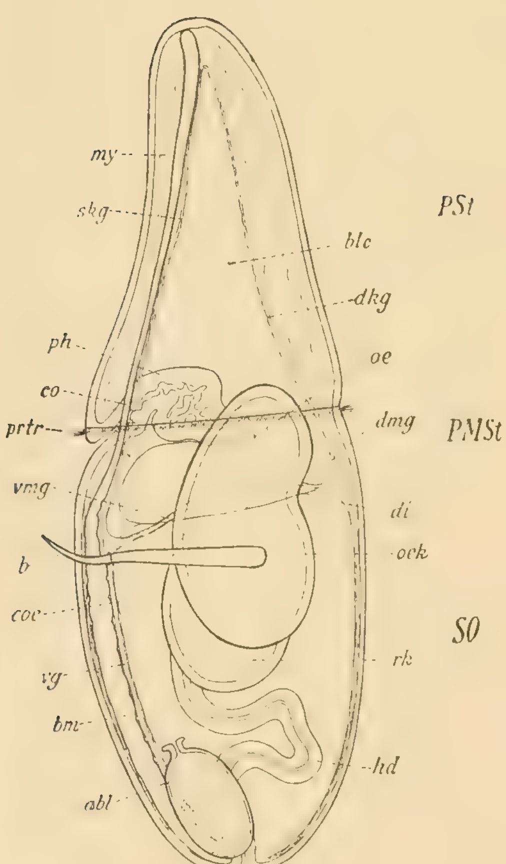
1. Eigene Beobachtungen.

Ich gebe zuerst die Beobachtungen über die Entwicklung des Mesoderms, welches den Darm bedeckt, und des Darmes selbst während der Metamorphose bis zu dem ältesten von mir untersuchten fertig verwandelten Stadium der Fig. 4. Nachher wird dann die Organisation des Jungtieres mit derjenigen des fertigen Tieres verglichen werden und, da dieses noch weiter entwickelt ist als Fig. 4, so wird sich im Anschluß daran der Gang der ganzen Umbildung ergeben.

Zur Illustrierung dieser Umwandlungen habe ich in Textfig. VII a bis c eine Reihe von schematischen Bildern gezeichnet, die drei Etappen der Entwicklung vorstellen. Fig. VII a gibt das Ausgangsstadium, welches ungefähr der Organisation der dritten Periode entspricht. Fig. c steht am Ende der Metamorphose, Fig. b mitten inne. Von genau gezeichneten Totalpräparaten liefern Fig. 65, 77, 78, 79, 80 a und b, 83, 88, 91 und 103 Belege für die Schemata. Wir haben die verschiedenen Figuren teils schon besprochen, teils werden wir sie noch besprechen. Dagegen wird es gut sein, eine kurze allgemeine Charakteristik der Schemata vorauszuschicken, bevor wir auf die einzelnen Organe selber eingehen.

In Fig. a ist der Darm noch völlig larval, d. h. er besitzt einen noch nicht weiter differenzierten Ösophagus, im Mitteldarm eine große Ösophagealkammer (*oek*) und eine kleinere Rektalkammer (*rk*), die in den After übergeht. In der Rektalkammer, die in den Enddarm (After) übergeht, verläuft der wohl entwickelte Flimmerapparat (*fl*). Dieser liegt in der Figur an der vom Beschauer abgewandten Seite. Die Mesenterien sind beide noch entwickelt. Doch hat sich besonders das ventrale schon zu einzelnen Strängen reduziert. Die Rumpfanlage (*SO*) ist, im Verhältnis zum ganzen Larvenkörper und speziell zur ganzen Hyposphäre, noch verhältnismäßig klein. Ihre vordere Grenze ist durch eine die Hyposphäre durchquerende Linie bezeichnet. Sie entspricht dem an der Larvenwand ringsherum laufenden vorderen Rand der Somatopleura und des Hautmuskelschlauches. Vor ihr liegen an der Ventralseite die Protonephridien, von denen nur die Nephrodukte und Mündungen (*pnd*) gezeichnet





Textfigur VIIa—c. Schemata zur Darstellung der Metamorphose; Ansichten von der linken Seite. Sie zeigen die Umwandlung der drei Hauptabschnitte der Larve und der einzelnen Organe. Die analen Borsten sind weggelassen.

PSt Prostomium.
PMSt Peri-Metastomium.
SO Soma.

a After, *abl* Analblasen, *atr* analer Wimperkranz, *b* ventrale Borste, *blc* Blastocöl, *bm* Bauchmark, *co* Commissur, *coe* Cölom, *di* Diaphragma, *dkg* dorsales Kopflappengefäß, *dmg* dorsales Mesenterialgefäß, *dmst* dorsales Mesenterium, *hd* Hinterdarm, *kl* Mitteldarmklappe, *m* Mund, *my* Mesenchym, *mym* Mesenchymmembran, *oe* Ösophagus, *oek* Ösophagealkammer, *ph* Pharynx, *pnd* Sammelkanal des Protonephridiums, *potr* postoraler Wimperkranz, *prtr* präoraler Wimperkranz, *rk* Rektalkammer (der Flimmerapparat liegt auf der vom Beschauer abgewandten Seite und ist punktiert in Fig. VIIa eingezeichnet), *skg* (linkes) seitliches Kopflappengefäß (das rechte ist nicht eingezeichnet), *vg* ventrales Längsgefäß, *vmg* ventrales Mesenterialgefäß.

sind, hinter ihm die Borsten (*b*). Von den übrigen Teilen ist nichts Besonderes zu sagen: das Schema besitzt schon kleine Analblasen (*abl*), das Bauchgefäß (*bg*) sowie die Anlagen der Mesenterialgefäße (*vmg* und *dmg*). Die Mesenchymmembran geht an der vorderen Rumpfgrenze in die Längsmuskelschicht über. Im larvalen Körperabschnitt hat sie den typischen Abstand vom Ektoderm.

In Fig. b hat der Ösophagus sich weiter differenziert. Er bildet in seinem Verlauf einen Knäuel. Ferner hat sich das Verhältnis der beiden Mitteldarmkammern verändert. Die Ösophagealkammer ist kleiner, die Rektalkammer ist größer, und ihr hinterer Teil ist schlauchförmig und beginnt sich in Windungen zu legen. Die Rumpfanlage (*SO*) nimmt einen größeren Teil der Hyposphäre ein. (Es ist wieder ihr vorderer Rand quer durch die Figur gezeichnet.) Die Mesenterien haben sich rückgebildet: das ventrale vollkommen (von den Mesenterialgefäßen ist dabei abgesehen), das dorsale bis auf einzelne Stränge. Die Borsten und Analblasen sind vergrößert. Außer dem Bauchgefäß und den Mesenterialgefäßen sind jetzt auch die Anlagen der Kopflappengefäße (*dkg*, *skg*) aufgetreten.

In Fig. c endlich ist die Larvenform bereits abgeändert. Die Episphäre ist zum Kopflappen verschmälert. Ihr Lumen ist durch die Zunahme des Mesenchyms eingeengt worden. Die Hyposphäre hat sich in die Länge gestreckt. Die Rumpfanlage (*SO*) nimmt den größten Teil ihrer Fläche ein. Es bleibt nur eine schmale Zone (das Perimetastomium *PMSt*) zwischen der Episphäre und dem Vorderrand des Rumpfes übrig. Der Vorderrand des Mesoderms hat eine tief in die Körperhöhle einspringende Membran, die Diaphragmamembran (*di*) gebildet. Der Vorderdarm hat eine weitere Verlängerung und Komplikation erfahren. Die Ösophagealkammer ist wieder verkleinert. Die Rektalkammer besteht wie in Fig. b aus einem vorderen weiten Stück und einem nun stark verlängerten, hinteren Schlauch. Die Analblasen sind größer geworden; ebenso die Borsten. (Die Analborsten berücksichtige ich hier nicht.) Das Gefäßsystem ist völlig entwickelt. Es besteht nun aus dem schon genannten Bauchgefäß (*vg*) und den Mesenterialgefäßen (*vmg* und *dmg*), wozu jetzt die Kopflappengefäße, ein dorsales mittleres (*dkg*) und zwei seitliche ventrale (*skg*) kommen.

a) Die Metamorphose des Darmes.

Der Darm besteht, wie wir wissen, in dem der Metamorphose vorausgehenden Stadium aus vier Teilen: dem Ösophagus oder Vorderdarm, der Ösophagealkammer, der Rektalkammer und dem End- oder Afterdarm. Diese verschiedenen Darmteile verhalten sich während der Metamorphose ganz verschieden: Die Oesophagealkammer, die in den hochentwickelten Larvenstadien etwa die Hälfte der gesamten Darmlänge und, nach Volumen gemessen, noch weit mehr als die Hälfte ausmacht, wird stark zurückgebildet. Die Rektalkammer und der Vorderdarm aber werden weiter entwickelt*). Die Rolle des Afterdarmes ist nur unbedeutend. Er ist schon in der Larve sehr kurz und umfaßt kaum mehr als die Afteröffnung selbst. Er ist auch am verwandelten Tier kaum länger geworden. Die Grenze

*) Dieses verschiedene Schicksal der beiden Mitteldarmabschnitte stimmt mit dem gut überein, was CONN über das Wachstum des Darmes während der Metamorphose der *Thalassema* berichtet hat. »For a long time«, sagt er, »this growth affects the intestine [= Rektalkammer] only, which becomes considerably contorted.« »Later the stomach [Ösophagealkammer] also begins to elongate« (1884, S. 393). Für die *Echiurus*-Larve hat SALENSKY in seiner letzten Arbeit einige Angaben gemacht (1908, S. 379), auf die hier hingewiesen sei. Die Entwicklung der einzelnen larvalen Darmabschnitte wurde von ihm nicht gesondert verfolgt.

zwischen ihm und der Rektalkammer wird durch die Mündungen der Analblasen in das Darmlumen bezeichnet.

Im folgenden ist die Entwicklung der einzelnen Teile des Darmes genauer betrachtet.

Der larvale Vorderdarm war in der Larve ein einfaches in der Mundgegend dorsoventral breitgedrücktes Rohr ohne Windungen (vgl. Schema VIIa). Bei der weiteren Entwicklung (Schema b) aber bilden sich an ihm zwei verschiedene Teile aus. Der vordere Abschnitt (*ph*) erhält im Lumen unregelmäßige Aussackungen und bildet eng gekrümmte Windungen. Der hintere Teil (*oe*) behält noch die rein larvale Gestalt und die charakteristisch gebogene Einmündung in den Mitteldarm. Man vgl. Schema a und b, ferner die Figurenreihe 77, 78, 79 und 80.

Speziell Fig. 80a und b ist instruktiv und übersichtlich. Beide Bilder stellen die gleiche Larve nach einem Totalpräparat gezeichnet dar, Fig. a von der Seite, b in Vorderansicht. Der vordere Teil des ursprünglichen larvalen Ösophagus, den wir als Pharynx (*ph*) bezeichnen wollen, ist stark und eng gewunden. Da die einzelnen engen Biegungen des Pharynxrohres sich nicht voneinander lösen, kommt es zur Bildung eines charakteristischen Knäuels. Wir sehen ihn besonders gut in Fig. 80b, ferner auch in den Zeichnungen anderer Larven (Fig. 83 und 88).

Der Ösophagus unterliegt keinen besonderen Veränderungen. Der Pharynx aber differenziert sich noch weiter. Fig. 103, eine Kombination von Sagittalschnitten des Tieres der Fig. 4, läßt diese Veränderungen erkennen. Das Perimetastomium, d. h. die zwischen präoralem Trochus und dem Mesodermrand gelegene Zone, hat sich zu dem engen Basis-Teil des Kopflappens umgebildet. Das in ihm gelegene Stück des Pharynx besitzt jetzt einen trichterförmigen Eingang (*mtr*), den wir in Anlehnung an die Spengelsche neuere Arbeit (1912a) als Mundtrichter bezeichnen. Dieser führt in einen kurzen verengten Abschnitt, die Mundhöhle (Spengel) (*mh*), die ihrerseits in einen geräumigen Teil, den Pharynx im engeren Sinne der Spengelschen Nomenklatur (*ph*), überleitet. Der Ösophagus besitzt eine kräftige im Präparat leicht zu sehende Ringmuskulatur, die ich allerdings in Fig. 103, deren Vergrößerung dafür zu gering ist, nicht eingezeichnet habe, und entspricht damit bereits durchaus dem Ösophagus des ausgewachsenen Exemplars. Der Pharynx besitzt solche Muskeln weder im erwachsenen Zustand noch in demjenigen der Fig. 103.

Weitere Kriterien zur Feststellung der Grenze zwischen Pharynx und Ösophagus liefert, wie wir sehen werden, das Verhalten des dorsalen Mesenterialgefäßes. Es läßt sich jedoch schon nach dem hier Gesagten die Parallele zwischen den ältesten Verwandlungsstadien, dem Jungtier und dem erwachsenen Tier, soweit es den Vorderdarm betrifft, als lückenlos betrachten. Wir werden weiter unten die Beschreibung Spengels für den Darm des *E. echiurus* heranziehen. An unserem erwachsenen Neapler Exemplar fehlen die bei dem jungen Tier beobachteten Mundtrichter und Mundhöhle. Wir können also innerhalb der Neapler Spezies in dieser Richtung nur einen beschränkten Vergleich führen.

Der Mitteldarm. Die Ösophagealkammer erfährt, wie oben hervorgehoben, nicht

eine Vergrößerung, sondern eine Reduktion (vgl. die Schemata VII a - b - c). Es ist für die Belege auf die gleichen Figuren zu verweisen, die wir bereits vom Vorderdarm her kennen: Noch larvale Proportionen zeigt die Oesophagealkammer (*oek*) von Fig. 65, 77 und 78. Neben ihrem Volumen treten hier die anderen Darmteile noch durchaus zurück. In Fig. 79 ist sie bereits kleiner geworden, aber noch deutlich abgegrenzt. Sie liegt hier teilweise von der Rektalkammer verdeckt und wurde deshalb im verdeckten Teil nur mit schwacher Kontur angegeben.

In den späteren Stadien ist sie schwerer zu erkennen, weil die Mitteldarmklappe (*kl*) verschwindet, und dadurch die Grenze gegen die Rektalkammer (*rk*) verloren geht. Die beiden Kammern bilden dann einen einheitlichen Raum, dessen ursprüngliche Zusammensetzung aus zwei Räumen nur dadurch noch erkennbar bleibt, daß eine Furche der alten Kammergrenze entlang läuft. Da aber der Mitteldarm auch sonst Einschnürungen zeigt, ist auch dieses Merkmal nicht sehr brauchbar.

Ursprünglich liegen in der Larve die beiden Kammern hintereinander. Fig. 65 und 77 zeigten noch diese Lagerung. Jetzt tritt eine Verschiebung der Kammer ein, so daß sie schief nebeneinander zu liegen kommen.

Diese Verhältnisse zeigen unsere Bilder Fig. 79 und 83. In Fig. 79 und 83 haben beide Kammern noch kugelige Form, wenn man von dem wie ein Retortenhals geformten Vorderende der Ösophagealkammer absieht, mit dem diese in den Ösophagus übergeht. In Fig. 79 liegt die Rektalkammer (an der Flimmerspirale leicht kenntlich) für den Beschauer auf der Ösophagealkammer, deren Grenzen nur in schwachem Umriß gezeichnet sind. Umgekehrt wird in Fig. 83 die Rektalkammer verdeckt. Man konnte aber bei genauer Einstellung mit dem Mikroskop wahrnehmen, daß beide Kammern in der Tat durch eine seichte Furche sich voneinander abheben.

In Fig. 82 ist eine Rekonstruktion des Mitteldarmes einer Larve vom Stadium der Fig. 80 etwas schematisiert wiedergegeben, die uns die Topographie der beiden Kammern noch deutlicher macht. Sie liegen auch hier schief nebeneinander. Links ist die Grenze an einer seichten Furche zu erkennen. Rechts aber, wo das ventrale Mesenterialgefäß (*vmg*) verläuft, schneidet eine weit in das Lumen einspringende Grenzfalte ein. Es muß allerdings bemerkt werden, daß nicht sicher festgestellt werden kann, ob sich die Falte, die in allen diesen Larven auffällt, wirklich an der Grenze beider Kammern bildet. — Das an den Ösophagus anstoßende Ende der Ösophagealkammer behält während der Metamorphose die Kugelform nicht bei, sondern es verschmälert sich nach Art eines Retortenhalses. Damit bilden sich zwei Abschnitte aus, ein enger vorderer (der »Hals«) und ein kugeliger großer, die eigentliche Kammer. Wir finden dies in Fig. 82 und 80a und besonders deutlich in Fig. 83 abgebildet, wo der »Hals« mit *kr* bezeichnet ist. Dieses verschmälerte Stück geht in den Ösophagus über. Daß es sich wirklich um einen Teil der Ösophagealkammer und nicht um ein Stück des Ösophagus handelt, geht aus dem Bau seiner Zellen hervor. Sie entstehen aus den larvalen Zellen der Kammerwand durch Verlust ihrer Vakuolen. An der Wurzel des Halses geht die eine Bauart in

die andere über. Die Ösophaguszellen dagegen haben anderen histologischen Charakter. Sie sind mehr prismatisch und von dichterem Plasma.

Ältere Stadien, bei denen die Ösophagealkammer zu einem gleichmäßigen Schlauch ohne Anschwellung geworden ist, habe ich nicht untersuchen können. Auch das Tier der Fig. 4 hat noch nicht einen gleichmäßig gebauten Mitteldarm.

Die Rektalkammer unterliegt anderen Veränderungen. Sie ist vor der Metamorphose, wie Textfig. VIIa, Fig. 65 und 77 zeigen, noch klein. Als charakteristisch wurde ihre Lage hinter und ihr weitausgreifender Ansatz an der Ösophagealkammer hervorgehoben (S. 72). Jetzt gewinnt sie außerordentlich an Länge und zwar bleibt der vorderste Teil blasenförmig, während der hintere heranwächst, so daß wir auch hier, jedoch in viel höherem Grad als bei der Oesophagealkammer, von zwei Abschnitten sprechen können. In Fig. 79 hat diese Verlängerung des hinteren Abschnittes eingesetzt. Sie ist dann in Fig. 83 und 80a u. b weiter fortgeschritten. Fig. 82 gibt den charakteristischen Übergang zwischen den beiden Teilen. Der Flimmerapparat, der, wie wir wissen, ein Organ der Rektalkammer ist, wird während dieser Umwandlung zum größten Teil rückgebildet. Fig. 79 ist das älteste Stadium, wo ich den typischen Mäander noch beobachtet habe (*fl*). Dagegen bleibt der hinterste, kurze, rinnenförmige Abschnitt des Flimmerapparates, der bei den Larven in der ventralen Mediane liegt, erhalten. Er wird zu der beim erwachsenen *Echiurus* bekannten Flimmerrinne des Hinterdarms. Über den Afterdarm ist weiter nichts zu berichten. Er bleibt kurz.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich folgende Umwandlung des Darmkanals, die wie folgt zur Bildung einer Reihe besonderer Darmabschnitte führt:

Die Larve besitzt vier Darmteile: den Vorderdarm (larvaler Ösophagus), den Mitteldarm mit der vorderen Ösophagealkammer und der hinteren Rektalkammer und den Afterdarm.

Aus dem Vorderdarm entstehen während der Metamorphose zwei Abschnitte: der Pharynx und der Ösophagus. Der Pharynx bildet zuletzt wiederum drei Abschnitte aus: den Mundtrichter, die Mundhöhle und den Pharynx im eigentlichen Sinne.

Die Ösophagealkammer gliedert sich ebenfalls in zwei Abschnite, in einen kurzen, vorderen »Hals« und einen hinteren, der den Charakter einer großen, blasigen Kammer behält und der allmählich verkleinert wird.

Endlich gehen auch aus der Rektalkammer zwei Teile hervor: ein vorderer blasiger vom Charakter der alten Kammer und ein daran anschließender sehr langer schlauchförmiger Abschnitt, der in den After dann überführt.

Die beiden kammerartigen Teile des Mitteldarmes muß man wohl zu einem einheitlichen Abschnitt zusammenfassen. Sie bilden, da sich die Mitteldarmklappe rückbildet, ein gemeinsames Lumen. Sie verlieren erst später die blasige Form, was ich allerdings nicht bis zu Ende verfolgen konnte. Auch das älteste Tier (Fig. 4) besaß diesen Abschnitt noch in ziemlich aufgeblähter Form.

Der Nebendarm. Das erwachsene Tier besitzt an einer Strecke des mittleren Darmbereiches noch eine besondere Bildung, die als Nebendarm bezeichnet wird. Ich verweise auf S. 25, wo ich über seine Ausbildung einige, allerdings ziemlich unbefriedigende Angaben gemacht habe. In seiner typischen Ausbildung, die wir bei *E. echiurus* antreffen, ist er ein enger Schlauch, der vom Mitteldarm an dessen vorderer Grenze abzweigt, ihm in der ventralen Mediane entlang läuft und an seiner hinteren Grenze wieder einmündet. Der Darm besitzt also hier zwei Kanäle, einen geräumigen Hauptkanal, den eigentlichen Darmkanal, und den engeren im folgenden Nebendarm.

Dieses Gebilde tritt erst spät in der Metamorphose auf. In Fig. 80b ist seine Lage und Länge zu erkennen (*nd*). Es erscheint als ein dunkles Band*), das vom Ansatz des Halses der Ösophagealkammer an den blasigen Kammerteil über diesen bis zum Ansatz des schlauchförmigen Abschnittes der Rektalkammer hinabzieht. Damit ist es auffallenderweise genau auf den Teil des Mitteldarmes beschränkt, der die blasige Form am längsten beibehält. Den schlauchförmigen Teilen beider Kammern fehlt er. Besonders muß auch noch bemerkt werden, daß er stets an der inneren Seite des Bogens, den die beiden Mitteldarmkammern bilden, liegt. Er stellt mit anderen Worten die kürzeste Verbindung zwischen den schlauchförmigen Teilen des Mitteldarmtraktus her, zwischen die der blasige Mitteldarm eingeschoben ist, und schneidet damit gleichsam das blasige, mittlere Stück ab.

Außer in Fig. 80 finden wir den Nebendarm auch in Fig. 82 eingezeichnet. Das eben Gesagte läßt sich auch für dieses Bild wiederholen. Die Übergänge in die Ansätze der schlauchförmigen Mitteldarmabschnitte sind hier noch klarer, der Verlauf sehr deutlich.

Aus beiden Bildern ergibt sich, daß der Nebendarm, da er an Teilen beider Kammern hinläuft, auch als eine Bildung beider Kammern betrachtet werden muß, wenn auch vielleicht die Ösophagealkammer weniger beteiligt ist, da der Ansatz des verengten Halses der Ösophagealkammer dicht vor der Grenze der Rektalkammer liegt.

Über den Bau des Nebendarms (*nd*) gibt Fig. 85a Auskunft, welche einer der ältesten Larven angehört. Wir sehen das Nebendarmlumen von dem Hauptlumen des Darmes vollkommen abgetrennt. Der Nebendarm besitzt auch durchwegs seine eigene von der Wand des Hauptdarmes (*mdw*) unabhängige Wandung. Wo er dem Hauptdarm anliegt, ist dessen Wandung verdünnt und bildet die uns schon bekannte ventrale Flimmerrinne.

Man fragt sich natürlich, ob es in der früheren Larvenentwicklung ein Gebilde gibt, das als Anlage für den Nebendarm zu betrachten ist. Ich kann jedoch auf diese Frage keine Antwort geben. Mit dem Flimmerapparat der Larve hat, da diese rückgebildet wird, der Nebendarm nichts zu tun. Gewisse Beobachtungen deuten darauf hin, daß sich während der

*) Die Untersuchung der Schnittserie der Larve Fig. 80 hat gezeigt, daß auch schon auf diesem Stadium die Nebendarmanlage ein enges Rohr ist, welches streckenweise sich noch im letzten Stadium der Abfaltung befindet. Nach SALENSKY stellt »der Nebendarm eigentlich einen Blindfortsatz des Darmkanals dar . . ., welcher erst später mit seinem Vorderende in den Darmkanal sich öffnet« (1908, S. 380). Demgegenüber ist zu betonen, daß der Nebendarm durch Abgliederung einer Rinne entsteht.

Metamorphose unter der Mitteldarmklappe in der ventralen Mediane ein Kanal ausbildet, der von der hinteren in die vordere Kammer führt. Es ist möglich, daß er die erste Anlage des Nebendarmes vorstellt.

b) Die Splanchnopleura.

Wir haben in früheren Kapiteln beschrieben, wie die Splanchnopleura während der Larvenentwicklung gebildet wird. Wir haben auch bereits festgestellt, daß aus den Mesodermanlagen ein dorsales und ventrales Mesenterium entsteht, und daß die Splanchnopleura, wie auch die Mesenterien, mit der weiteren Entwicklung der Larve immer weiter nach vorn wachsen. Das Auffallende dabei — und dies ist für uns jetzt ein wesentlicher Punkt — war jedoch, daß nicht der ganze Mitteldarm, sondern nur seine rektale Kammer überkleidet wird. Die ösophageale Kammer bleibt während des ganzen Larvenlebens ohne Mesoderm.

Die vordere Grenze des Mesoderms am Darm wird bezeichnet durch die Stellen, wo sich die Vorderränder beider Mesenterien ansetzen. Der Hauptsache nach gehen zwar schon während des Larvenlebens die beiden Mesenterien, und besonders das ventrale, bis auf einzelne Stränge wieder zugrunde. Die Vorderränder aber bleiben erhalten und liefern, wie wir sehen werden, die mesenterialen Blutgefäße. Von diesem Stadium gehen wir jetzt aus. Ich habe in Textfig. VIIa—c die drei Etappen der Darmentwicklung gegeben, die bereits in dem eben geschlossenen Abschnitt über die Metamorphose des Darmes besprochen wurde. Sie dienen uns auch hier zur Orientierung. Fig. VIIa ist das noch typisch larvale Ausgangsstadium. Fig. c das metamorphosierte Tier, Fig. b ein Zwischenstadium. In Fig. 65 und 83 sind weiter zwei Larven genau abgebildet, welche uns die Verhältnisse der Splanchnopleura zeigen.

Man kann nach dem Gesagten den Vorderrand der Splanchnopleura außer auf Grund ihres Randes selbst, der oft schwer feststellbar ist, mit Hilfe der beiden an den Darm ansetzenden Mesenterialgefäße bestimmen. Dies geht ohne weiteres daraus hervor, daß diese Gefäße aus dem vordersten strangförmig verdickten Strang der Mesenterien entstehen. Die Mesenterien aber wachsen gleichzeitig und gleiche Höhe haltend mit der Splanchnopleura am Darm nach vorn; sie zeigen also den Vorderrand des Darmüberzuges selbst leicht erkennbar an.

Die Anwendung des Gesagten auf unser Bildermaterial ist leicht. In Fig. 65 ist das dorsale Mesenterium eingezeichnet. In der Tat fällt die Anheftung des vordersten Stranges, der dem dorsalen Mesenterium angehört, am Darm ziemlich genau auf die vordere Grenze der Rektalkammer. Die Splanchnopleura stößt nur eine kurze Strecke über sie hinaus auf die Ösophagealkammer vor. Das gleiche ist auch für das ventrale Mesenterium zu sagen, das jedoch, da es nicht im abgebildeten Schnitt liegt, nicht eingezeichnet wurde. Auch an der Ventralseite hält damit die Splanchnopleura die Grenze der Rektalkammer ein. Die Ösophagealkammer in nahezu noch ohne mesodermalen Überzug.

Dasselbe ist von Fig. 77 zu sagen. Es ist hier der vorderste Strang jedes Mesen-

teriums bereits zu einem deutlichen gefäßähnlichen Strang entwickelt. Sein Ansatz liegt dicht vor dem Ansatz der Mitteldarmklappe (*kl*), also wieder an der Kammergrenze, derjenige des dorsalen Mesenteriums liegt etwas jenseits der Grenze der Rektalkammer auf der Ösophagealkammer. Eine gewisse Tendenz der Splanchnopleura, vorzustoßen, ist also vorhanden, aber auch hier ist nahezu die ganze Ösophagealkammer noch vom Mesoderm frei. Ähnlich Fig. 78*).

Es ist noch ein Punkt zu erörtern. Trotzdem nach dem Gesagten die große Ösophagealkammer von Mesoderm frei bleibt, sehen wir wenigstens auf der Ventralseite den mesodermalen Darmüberzug dennoch fast bis an den Ösophagus reichen. Der Grund dafür liegt darin, daß die Rektalkammer auf der Ventralseite sehr weit gegen den Ösophagus hinaufreicht. Dementsprechend schiebt sich auch der Rand der Splanchnopleura bis an diese Grenze und damit bis nahe an den Ösophagus vor. Ich verweise auf Fig. 65 und vor allem 77, ferner auf die Schemata VIIa und b.

Das weitere Vordringen der Splanchnopleura ist an Schema VIIc und sehr gut an Fig. 83 zu ersehen. Das Mesoderm überzieht nun den ganzen Mitteldarm. Allerdings ist auch an diesen Stadien noch ein merklicher Unterschied in der Überkleidung an beiden Kammern, d. h. den ihnen entsprechenden Teilen des Mitteldarmes wahrzunehmen. Der Überzug der Splanchnopleura ist an der Ösophagealkammer noch sehr dünn und besteht aus so wenigen weit zerstreuten Kernen, daß er mitunter sogar zu fehlen scheint. Dagegen ist das Mesoderm der Rektalkammer reichlich und hat teilweise schon Muskeln geliefert. Ich habe diese Erfahrung an den Schnittserien mehrfach gemacht, in welche die Präparate der Fig. 79 und 80 zerlegt wurden. In Fig. 80c ist ein Schnitt durch die Wandung der Ösophagealkammer von Fig. 80 gezeichnet. Er zeigt keinen einzigen Mesodermkern.

Es ist eine offene Frage, ob das Mesodermkleid der Ösophagealkammer einen einheitlichen Ursprung hat. Einzelne Beobachtungen weisen darauf hin, daß auch von der Wurzel des Ösophagus aus, wo der Zellenbelag sehr reichlich ist, ein über den Darm vordringender Überzug gebildet wird, und es wäre nicht ausgeschlossen, daß ein Teil der Ösophagealkammer, nämlich der mit *kr* (vgl. Fig. 83) bezeichnete Kammerhals seinen Überzug von dem mesenchymatischen Belag des Ösophagus erhält.

Wir haben weiter oben dargelegt, daß die Ansätze der Mesenterialgefäße im gleichen Maße, wie die Splanchnopleura am Darm vordringt, nach vorn getragen werden. Wir haben auch schon dargelegt, daß das Mesoderm und damit auch der Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes (*vmg*) an der Ventralseite des Darmes schon relativ früh in die unmittelbare Nachbarschaft des Ösophagus gelangt, so daß hier die Splanchnopleura der Rektalkammer an den Überzug des Ösophagus beinahe heranreicht. Der dorsale Rand des Mesoderms und damit auch der Ansatz des dorsalen Mesenterialgefäßes (*dmg*) aber bleibt vorerst weiter zurück — siehe Fig. 77.

---

*) Der direkte Nachweis des Mesodermüberzugs hat für dieses Präparat, das nachher in eine Schnittserie zerlegt wurde, ein gleiches Resultat geliefert. Die Grenze der Splanchnopleura verläuft, wie besonders auf der Dorsalseite gut nachweisbar war, durch die Ansatzpunkte der Mesenterialgefäße.

In den späteren Verwandlungsstadien jedoch — als Beispiele seien Fig. 79 und 83 genannt — liegt der Ansatz des dorsalen Mesenterialgefäßes auffallend weit vorn, und damit ist auch der Mesodermrand entsprechend weit vorgeschoben worden. Es scheint, daß dies zum Teil mit wirklichem Vorwachsen der Splanchnopleura über die Ösophagealkammer, zum Teil aber auch mit der oben erwähnten gegenseitigen Verschiebung der beiden Mitteldarmkammern zusammenhängt, wodurch die Rektalkammer schief neben die Ösophagealkammer, die früher direkt vor ihr lag, gebracht wird. Es wird damit nicht nur die Grenze der Rektalkammer, sondern gleichzeitig auch der dorsale Mesodermrand und der Ansatz des dorsalen Mesenterialgefäßes weiter nach vorn gebracht.

2. Vergleich mit der Organisation des erwachsenen Neapler *Echiurus abyssalis* und des *Echiurus echiurus*. Die Angaben anderer Autoren.

Es sind hier neben meiner Untersuchung des erwachsenen Neapler Wurmes die Mitteilungen Spengels (1880 und 1912a) über den erwachsenen *Echiurus echiurus* in Betracht zu ziehen. Ich schicke, da die Beobachtungen über den Darm des erwachsenen Neapler *Echiurus* teilweise lückenhaft geblieben sind, Spengels Beschreibung voraus. Wir haben in ihr eine äußerst wertvolle Vergleichsmaterie für die Topographie des Darms.

Er fand (1880) am Darm sechs Abschnitte: Pharynx, Ösophagus, Kropf, Zwischendarm, Mitteldarm und Hinterdarm. Dazu kommt auf Grund seiner neueren Untersuchung (1912a) vor dem Pharynx noch eine kurze Mundhöhle und ein Mundtrichter, die wir aber vorerst, da es sich um die Homologien der Hauptabschnitte handelt, noch beiseite lassen können.

Pharynx, Ösophagus und Kropf besitzen, von ihrem histologischen Charakter, den wir hier nicht brauchen können, abgesehen, keine besonderen Merkmale, mit deren Hilfe man sie identifizieren könnte. Dagegen findet sich am Zwischendarm eine ventrale Wimperrinne, auf deren Außenseite ein Längsmuskelband verläuft. — Dann ist ferner der folgende Abschnitt, der Mitteldarm, besonders leicht kenntlich, denn an ihm verläuft, ebenfalls an der Ventralseite, der Nebendarm, ein enger dem Hauptdarm parallel laufender Kanal. Er mündet an der Grenze zwischen Mitteldarm und Hinterdarm wieder in das Hauptlumen ein. Das Längsmuskelband, das den Zwischendarm auszeichnete, tritt auf den Nebendarm über. Auch der Hauptdarm besitzt an seiner Innenwand die ventrale Wimperrinne, welcher der Nebendarm von außen anliegt. — Der folgende und für uns letzte in Betracht kommende Darmabschnitt endlich ist der Hinterdarm. Die Wimperrinne und das Längsmuskelband ziehen an ihm entlang bis zum After.

Wesentlich ist weiter, daß nach Spengels Beschreibung das ventrale Mesenterialgefäß an der Grenze von Kropf und Zwischendarm an den Darmtraktus herantritt, das dorsale Mesenterialgefäß aber an den Kropf selbst. Man sehe dafür Spengels Fig. 26 (1880) nach.

An unserem erwachsenen Neapler Tier haben wir — soweit die Darmteile erhalten

waren — die gleichen Abschnitte gefunden. Man betrachte Fig. 3. Wir wollen die dort erhaltenen Ergebnisse hier kurz wiederholen (vgl. S. 20 ff.): Es ist im erwachsenen Neapler *Echiurus abyssalis* ebenfalls ein Pharynx, ein Ösophagus, ein Kropf und ein Zwischendarm vorhanden. Ferner ist anzunehmen, daß die hinteren Darmabschnitte ebenfalls genau den SPENGELschen Angaben folgen. Sie sind aber größtenteils nicht erhalten. Der Mitteldarm besitzt allem Anschein nach auch hier ein Nebendarm-artiges Gebilde, und der Zwischendarm sowie der Hinterdarm eine flimmernde Ventralrinne mit Längsmuskelband. — Zwischen den beiden *Echiurus*-Spezies ist nur eine Diskrepanz und zwar im Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes. Dieses setzt im erwachsenen Neapler Tier am Vorderende des Mitteldarmes an, also dort, wo der Mitteldarm beginnt. Das dorsale Mesenterialgefäß verhält sich bei meinem *Echiurus* wiederum gleich, wie es SPENGEL für *E. echiurus* angibt. Der Ansatz (eine allmähliche Annäherung mit Verbindung durch ein Mesenterium) liegt an der Grenze zwischen Kropf und Ösophagus. Die Diskrepanz im Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes bei den beiden erwachsenen Formen hat keine wesentliche Bedeutung. Die beiden Mesenterialgefäße bilden bei *E. echiurus* einen ganz lockeren Ring, der nur auf der Dorsalseite des Darmes durch ein kurzes Mesenterium an der Darmwand befestigt ist (vgl. SPENGEL 1880, Fig. 26). Darnach ist bei dieser Spezies eine Verschiebung des Ringes nach vorn nicht nur denkbar, sondern sogar zu erwarten, da er bestrebt sein wird, sich als loser Ring möglichst quer um das Darmrohr zu legen, zumal auch der Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes am Bauchmark ziemlich weit vorn liegt. Bei *E. abyssalis* kann jedoch eine solche Verschiebung nicht stattfinden, da die Mesenterialgefäße in einen den Darm knapp einhüllenden Darmsinus übergehen. Für den Vergleich der Organisation der Metamorphose-Stadien mit dem erwachsenen Zustand kommt naturgemäß in erster Linie der Neapler Wurm in Betracht.

Wenn auch selbst bei den ältesten Verwandlungsstadien meines Materials noch nicht alle diese Abschnitte erkennbar sind, so ist trotzdem die Beziehung der Topographie des larvalen Darmes zu derjenigen des fertigen Tieres unschwer festzustellen. Es bieten die Ansätze des ventralen und dorsalen Mesenterialgefäßes eine willkommene Marke.

Hält man die drei Beschreibungen des Neapler *Echiurus*, des *Echiurus echiurus* und der Neapler Verwandlungsstadien nebeneinander, so ist es leicht, die Parallelen zu ziehn. Wir haben nach unserer Darstellung zur Festsetzung der Darmabschnitte vier Marken zur Verfügung: Die erste ist der Ansatz des dorsalen, die zweite der Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes. Die dritte ist der Beginn, die vierte das Ende des Nebendarmes. Bei ihrer Benutzung ergibt sich folgendes:

1. Das dorsale Mesenterialgefäß setzt beim erwachsenen Tier sowohl des *E. echiurus* wie des *E. abyssalis* auf der Grenze zwischen Ösophagus und Kropf an. Vor ihm liegen der Pharynx und der Ösophagus. Diese beiden Teile müssen auch im Metamorphosestadium vor dem Gefäßansatz liegen. Dem entspricht auch in der Tat, daß wir an dem fraglichen Darmstück zwei Abschnitte unterscheiden konnten, einen vorderen geknäuelten, der folglich als Pharynx betrachtet werden muß, und einen hinteren geraden, der nun als

Ösophagus diagnostiziert ist. Wir haben die beiden Namen, deren Berechtigung jetzt dargetan ist, schon immer verwendet gehabt. Man vergleiche die Fig. 83, wo der hintere Abschnitt durch *oe* gekennzeichnet ist. Wir werden übrigens bei den Metamorphose-Stadien in den Beziehungen des Pharynx zur Diaphragmamembran noch weitere Merkmale vorfinden (vgl. S. 178 ff.), welche die hier durchgeführte Identifizierung bestätigen.

2. Als zweite Marke setzt das ventrale Mesenterialgefäß beim erwachsenen Neapler *Echiurus* an der Grenze zwischen Mitteldarm und Zwischendarm an. Zwischen den beiden Gefäßansätzen liegen im erwachsenen Tier der Zwischendarm und der Kropf. Darnach muß auch in der Larve der zwischen den beiden Gefäßen liegende Abschnitt, der den als »Hals« bezeichneten, engen Teil der Ösophagealkammer umfaßt (vgl. Fig. 83, *kr*), das Äquivalent dieser beiden Teile sein*).

3. Für diese Folgerung liefert das dritte Merkmal, die vordere Abzweigung des Nebendarms die Probe. Mit ihm beginnt bei den erwachsenen Echiuren der Mitteldarm. Wir haben oben gesagt, der Nebendarm beginne bei den Metamorphosestadien an der Wurzel des »Halses« in der Ösophagealkammer. Der erweiterte Teil der Ösophagealkammer gehört also zum Mitteldarm, was sich soeben aus der Identifizierung des »Halses« mit dem Zwischendarm und Kropf schon ergab. Der Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes und die vordere Mündung des Nebendarmes fallen zusammen**).

4. Als viertes Merkmal endlich dient die hintere Mündung des Nebendarms. Sie bestimmt beim erwachsenen Tier beider Spezies das hintere Ende des Mitteldarms. In der Larve liegt sie (vgl. Fig. 82) an der Übergangsstelle des blasigen Teiles in den schlauchförmigen Abschnitt der Rektalkammer. Ohne weiteres ergibt sich daraus, daß die blasigen, im Lauf der Metamorphose einheitlich gewordenen Teile der beiden Mitteldarmkammern der Larve sich zum Mitteldarm des erwachsenen Tieres entwickeln. Damit ist zugleich gesagt, daß der schlauchförmige Abschnitt der Rektalkammer dem Hinterdarm des erwachsenen Tieres entspricht.

Den Afterdarm können wir hier außer acht lassen. Es wird, wie oben bereits erwähnt wurde, durch die Mündungen der Analblasen nach vorn abgegrenzt.

Wir haben damit die Hauptteile des Darmes, von den Stadien der Metamorphose ausgehend, auf die verschiedenen Darmabschnitte der erwachsenen Form zurückgeführt. Es erübrigt nur noch, dasselbe für die vorderen Teile des Pharynx zu tun, deren Kenntnis uns die neue Spengelsche Arbeit über den erwachsenen *E. echiurus* vermittelt. Es ist dies auf Grund einer Vergleichung seiner Bilder und meiner Fig. 103 leicht durchführbar. Spengel unter-

---

*) Damit stimmt erfreulicherweise die Angabe Conns für *Thalassema* überein, wonach der Kropf aus der Grenzregion hervorgeht, »where the oesophagus and the stomach join« (S. 393).

**) Dem scheint Fig. 82 zu widersprechen, indem dort das ventrale Mesenterialgefäß dem Nebendarm eine Strecke entlang läuft. Die Ursache dafür liegt darin, daß das Gefäß durch den Interbasalmuskel (*ibm*) an die Darmwand angelegt wird. Die wirkliche Verbindung des Gefäßes mit dem Darm geschieht erst am Ansatz des »Halses« an den kugeligen Teil der Ösophagealkammer.

scheidet folgende Teile: »Eine vor dem eigentlichen Munde gelegene trichterförmige Vorhöhle — als Mundtrichter«, in dessen Grund der Mund liegt. Darauf folgt »eine Höhle, in die der Mund hineinführt und die von einem Sphincter umschlossen ist.« Es ist nach SPENGELS neuer Benennung die Mundhöhle. Sie »ist nur von geringer Länge und auf den Präparaten hauptsächlich infolge der starken Kontraktion des Sphincters sehr eng. . . . Gegen den nun folgenden Pharynx ist sie fast ebenso scharf abgesetzt. wie nach vorn gegen den Mundtrichter, die beide, namentlich in querer Richtung, bedeutend weiter als jene sind« (1912, S. 347). Diese Beschreibung paßt beinahe Wort für Wort auf unsere Fig. 103, jenen durch das Tier der Fig. 4 gelegten Sagittalschnitt. Ich habe schon bei der Beschreibung ihrer Darmverhältnisse auf S. 162 die SPENGELschen Namen eingeführt und auf der Fig. 103 eingetragen und brauche deshalb hier die Parallele nicht mehr weiter auszuführen.

F. Das Diaphragma, die Mesenterien und die Frenula.

Es ist uns gelungen, die Metamorphose des Darmes ohne Lücken bis zum Zustand des erwachsenen Tieres zu verfolgen. Im weiteren ist das gleiche versucht für die Gebilde, mittelst deren der Darm an der Körperwand befestigt ist: die Mesenterien und Frenula und ein besonders auffallendes Gebilde, das Diaphragma.

1. Das Diaphragma und die Befestigung des Pharynx.

Als Diaphragma wird nach SPENGEL (1880), der es bei *E. echiurus* aufgefunden hat, im erwachsenen Tier die ringförmige Membran bezeichnet, die im vordersten Teil des Körpers liegt und Velum-artig in das Lumen der Körperhöhle einspringt.

a) Eigene Beobachtungen.

Ich habe auf S. 129 (Fig. 65, 74 u. a.) eine Beschreibung des vorderen Mesodermrandes, von dem aus später das Diaphragma gebildet wird, gegeben, wie er in einer älteren, jedoch noch vor der Metamorphose stehenden Larve vorhanden ist. Man findet ferner auf S. 150 (Fig. 87) die Darstellung der Diaphragmaanlage eines älteren Verwandlungszustandes. Diese Anlage hatte bereits die Form einer vom Mesodermrand aus weit ins Innere vorspringenden Membran. Ich habe sie dort nur flüchtig beschrieben und muß nun hier noch die Topographie nachholen.

In den Fig. 88, 90 und 91 sind Bilder älterer Larven abgebildet, deren Diaphragmamembran bereits weiter differenziert ist, und wo die topographischen Verhältnisse denjenigen des ausgewachsenen Tieres bereits ähnlicher sind. Ich kann also ohne weiteres den SPENGELschen Namen Diaphragma verwenden.

Einige Bemerkungen über die Lage des Diaphragmas, die uns besonders interessiert,

seien vorausgeschickt. Es sollte schlechterdings, da nach unseren Beobachtungen das Diaphragma vom Vorderrand des Mesoderm aus gebildet wird, seine Bildung an der Stelle erwartet werden, wo in jüngeren Larven der Vorderrand des Mesoderms liegt, also dicht vor den Austrittsöffnungen der ventralen Borsten. Dies ist nicht der Fall. Der Vorderrand der Somatopleura wird zu Beginn der Metamorphose weiter nach vorn geschoben. Man betrachte in dieser Hinsicht das vor der Metamorphose stehende Stadium Fig. 65, wo die Borste, da sie nicht im Schnitt selbst liegt, punktiert eingetragen ist, und vergleiche es mit Fig. 80a, wo die Austrittsöffnungen der Borsten um eine breite Zone mit drei Papillenkreisen hinter dem Diaphragmaansatz zurückliegen. Gleiche Verhältnisse zeigt auch Fig. 91 und 88. (In Fig. 88 sind die Papillen nicht gezeichnet.) Wir haben auf diese Verschiebung schon bei Betrachtung der äußeren Morphologie (S. 146 f.) beiläufig hingewiesen, da wir dort festgestellt haben, daß auch die äußerliche Grenze des Rumpfes (Somas) sich vorschiebt, was an dem Verhalten des Pigments und der Papillen kenntlich wird. Zwischen der Verschiebung der Somatopleura, die ohne Zweifel das Primäre ist, und derjenigen in der äußeren Ausbildung besteht Übereinstimmung. Die Ansatzzone des Diaphragmas bestimmt zugleich auch die Lage des vordersten Papillenkreises; beide liegen nach dem Gesagten jetzt ein beträchtliches Stück, äußerlich um einen Gürtel mit zwei oder drei Papillenkreisen, vor den Austrittsöffnungen der Borsten*).

Über die Morphologie des Diaphragma geben uns weiter die schon genannten Fig. 88, 90 und 91 Aufschluß.

Man betrachte zuerst Fig. 90. Sie gibt eine Flächenansicht von der rostralen Seite her, so gedacht, als ob das Vorderende der Larve vor dem Munde abgeschnitten worden wäre, so daß man in die Wölbung des Diaphragmas hineinsehen kann. Die Herstellung geschah durch Rekonstruktion. Es wurden eine Anzahl Querschnitte einer Serie ineinander gezeichnet und darnach das plastische Bild entworfen, wobei allerdings etwas schematisiert wurde. Die Umrisse aller Figurenteile sind mit der Camera genau gezeichnet worden.

Der oberste, in seiner Struktur im einzelnen ausgeführte Schnitt gibt nach dem Gesagten den obersten der Schnitte selbst. Er geht durch die Larvenwand und den Hohlraum des Kopflappens, das Blastocöl. Die Larvenwand entspricht in ihrer Struktur ungefähr dem Bilde 89b mit Ektoderm und Mesenchymgewebe (*my*). Besonders hinzuweisen ist auf die beiden Commissuren (*co*) im Querschnitt und die sie begleitenden zwei seitlichen Blutgefäße (*skg*) des Kopflappens. An den Commissuren ist die uns schon bekannte Differenzierung in den fibrillären Teil (*nf*) und in die Nervenzellen (*nz*) selbst wahrzunehmen. Die Commissuren gehen in die Tiefe und vereinigen sich unterhalb des Mundes (*m*) zum Bauchmark. Beide, Bauchmark und Mund, sind, da sie von höher gelegenen Teilen zugedeckt werden, nur in schwachen Umrissen angedeutet, ebenso der an den Mund sich anschließende kugelige Anfangsdarm (*ph*). Den Commissuren folgen die Blutgefäße (*skg*), auch sie vereinigen sich unter-

*) Die besonderen Verhältnisse des adoralen Mesenchymkomplexes (vgl. S. 174) sind dabei außer acht gelassen. Nur die allgemeine Lage des Diaphragmas ist in Betracht gezogen.

halb des Mundes und sind ebenfalls nur mit Umrissen eingezeichnet. Ihr Übergang in das ventrale Längsgefäß ist weggelassen.

Das Diaphragma (*di*), worauf es uns hier besonders ankommt, hat die Form einer flachen Mulde und besitzt in der Mitte des Bodens ein weites Loch. An der Mundseite zeigt diese Mulde einen Buckel; er wird hervorgerufen durch den unter dem Diaphragma liegenden Vorderdarm (*ph*), der, soweit er in der Figur eingezeichnet ist, an dem Diaphragma festgewachsen ist. Weitere Teile des Darmes, der oft mit einer Schlinge durch die Öffnung des Diaphragmas hindurch in die Kopflappenhöhle hinaufsteigt (vgl. Fig. 88), sind nicht abgebildet.

Besonders zu erwähnen sind noch die Beziehungen der Commissuren und Blutgefäße zu der Diaphragma-Membran. Wie die Figur zeigt, grenzt diese zwei engere Teile der Körperhöhle, in denen die beiden genannten Organe liegen, ab. Diese Hohlräume zu beiden Seiten des Mundes gehören zu dem zwischen Mesenchymmembran und Ektoderm gelegenen uns schon bekannten Mesenchymraum. Dies wird schon durch die Lage der Commissuren gezeigt, die nach ihrer Entstehung vom Ektoderm aus naturgemäß in diesem Raume, d. h. zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran, liegen (vgl. Fig. 66). Wir werden auf sie weiter unten noch zu sprechen kommen (S. 174).

Einen weiteren Einblick in die ziemlich verwickelten Beziehungen des Diaphragmas speziell zum Pharynx und der Mundgegend überhaupt gewährt uns Fig. 88. Die Abbildung stellt eine sagital-frontal aus dem Larvenkörper herausgeschnittene Längsschicht von beträchtlicher Dicke dar, in der die ganze Mundregion enthalten ist. Die Schnittführung ist in Fig. 90 eingezeichnet. Das Bild kam durch Kombination von ungefähr 20 Schnitten einer Längsschnittserie zustande. Die dargestellte Schicht hat etwa $^1/_5$ mm Mächtigkeit bei einer Larvenlänge von 1,6 mm. Da es sich um eine plastische Darstellung handelt — ohne Schattierung wären die räumlichen Verhältnisse überhaupt nicht verständlich geworden — mußte auf die Eintragung vieler in den Schnitten sichtbarer Einzelheiten verzichtet werden. Ferner konnte nicht der ganze Darmtraktus, sondern nur der vordere Teil bis einschließlich der Ösophagealkammer eingezeichnet werden, da die weiteren Darmteile das Diaphragma verdeckt hätten.

Für uns handelt es sich um das zwischen dem präoralen Wimperkranz (*tr*) und der Rumpfanlage (*SO*) gelegene Stück (***PMSt***), wobei der Vorderrand der Rumpfanlage mit ×—× bezeichnet ist. In diesem Stück sehen wir das Diaphragma als eine keilförmig gegen den Beschauer, also in Rücksicht auf die Orientierung des Ganzen ins Innere des Körpers vorspringende Membran, deren innere Kante dunkel ausgezeichnet ist. Die Keilform, die an den Seiten der Figur, wo das Diaphragma quer durchgeschnitten ist, deutlich zum Ausdruck kommt, entspricht dem Verhalten, das wir schon an Fig. 87 kennen gelernt haben. Wir haben dort bereits gehört, daß das Diaphragma aus zwei Blättern zusammengesetzt sei, die in der Ansatzzone an der Körperwand auseinander weichen. Das untere Blatt (di_u) geht nach dem Rumpf zu in das Mesoderm, das obere Blatt (di_o) aber nach oben in die Mesenchymmembran (*mym*) über.

Zur Erklärung der in der Figur dargestellten Darmverhältnisse ist folgendes zu sagen: Die Figur zeigt deutlich den hochliegenden, zwei Biegungen beschreibenden Ösophagus (*oe*), dann, nach links anschließend, den Pharynx; dieser bildet den schon weiter oben beschriebenen Knäuel (*ph*), und geht dann in die Tiefe. Der Mund (*m*) und der ihm nächstliegende Pharynxteil wird von anderen Darmteilen verdeckt.

Das Wesentliche für uns ist die Umhüllung des Pharynx durch das Diaphragma. Wir sehen, daß dasselbe bei * an den Knäuel des Pharynx ansetzt und in dessen Überzug übergeht. Es setzt sich also das Diaphragma auf den Pharynx fort oder mit anderen Worten: dieser steckt in dem vom Ektoderm und den beiden Diaphragmablättern begrenzten keilförmigen Raum; oder, da dieser Raum von einem lockeren Mesenchymgewebe (*my*) ausgefüllt wird, ist noch richtiger zu sagen: der Pharynx steckt vom Mund bis zu seinem Knäuel in einem adoralen Mesenchymkomplex (*omy*), an den das Diaphragma anschließt.

In Fig. 91 lernen wir die gleichen Verhältnisse noch in der Darstellung nach einer anderen Längsschnittserie kennen. Diese Zeichnung stellt im wesentlichen nur einen Schnitt dar, in dessen Ebene dasjenige Stück der einen (linken, dem Beschauer zugewandten) Commissur liegt, welches um den Mundwinkel herumbiegt. Auf diese Ebene wurden die übrigen tiefer liegenden Schnitte mit den uns interessierenden Teilen projiziert: der Pharynx, der mit schwacher Tönung eingezeichnet ist, und die den Pharynx umgebenden Teile des adoralen Mesenchymkomplexes (*omy*), von dem wir soeben gehandelt haben. Man sieht ihn im Längsschnitt in der Figur eingezeichnet. Im Kopflappen selbst ist die Commissur plastisch angegeben. Es sieht natürlich infolge der angewandten Darstellungsmethode so aus, als ob der Verlauf der ganzen Commissur und des sie begleitenden Kopflappengefäßes in einer Ebene, nämlich der Projektionsebene, läge. Dies ist aber nach dem Gesagten nicht der Fall. Am höchsten liegt der über den Mund selbt weglaufende Teil der Commissur und ihr plastisch gezeichnetes Stück im Kopflappen. Am Stirnrand desselben und ebenso zwischen Mund und Borsten aber geht der Nervenstrang in die Tiefe.

Die Lage des in der Mundgegend gelegenen Mesenchyms, das wir als adoralen Mesenchymkomplex bezeichneten, wird aus der Figur recht gut klar. Er hat etwa die Form einer flachen Pyramide, deren Basis in der Figur nach oben bis in den Kopflappen (etwas über den Trochus hinaus) und nach unten bis zu den Austrittsöffnungen der Borsten reicht. Er geht, wie wir noch sehen werden, nach oben (rostral) und nach beiden Seiten in die Mesenchymmembran über und bildet dabei den Commissuren entlang zwei flache Zipfel, von denen wir in Fig. 91 den einen (linken) sehen können (*di*).

Außerdem sind noch einige Einzelheiten besonders zu erwähnen. In den adoralen Mesenchymkomplex geht von der Körperhöhle aus dicht unter dem Pharynx ein schmales Divertikel hinein, welches in Fig. 91 längs getroffen wird (bei ×). Diese oft sehr schwer feststellbare Bucht, die wir als eine Cölom-Aussackung bezeichnen können, da sie zum wenigsten vom Cölom ausgeht, teilt sich unterhalb des Pharynx in zwei Äste, welche den beiden Commissuren folgen, damit den Darm zwischen sich fassen und in die eben erwähnten Mesenchym-

zipfel hinaufreichen. Die Fig. 91 folgt dem Horizont der einen Commissur. Es kommt in ihr deshalb nur der eine dieser Divertikeläste, nämlich der über den Pharynx hinlaufende linke, zur Darstellung. Den anderen muß man sich als unter dem Pharynx durchgehend vorstellen. Beide keilen ursprünglich oberhalb des Mundes zwischen der Mesenchymmembran und dem Ektoderm, d. h. im Mesenchymgewebe, aus. In dem vorliegenden Stadium aber treten sie mit der Kopflappenhöhle in offene Verbindung, indem die Mesenchymmembran an der betreffenden Stelle zerfallen ist. Man sieht*) noch die losen Zellen, die teilweise auch noch in der Kommunikationsstelle liegen, offenbar die Reste des zerfallenen Membranstückes.

Auf diese Weise entstehen außer der breiten Kommunikation des Diaphragmaloches zwei engere Verbindungen zwischen Blastocöl und Cölom durch die zwei Kanäle, welche von oben her den beiden Commissuren (und Blutgefäßen) entlang laufen, und sich unterhalb des Pharynx zu einer gemeinsamen Bucht vereinigen, die mit dem Cölom zusammenhängt. Ob das Mesoderm in sie hineinreicht, möchte ich nicht entscheiden. Man wird den untersten Teil der Bucht noch dem Cölom zurechnen können. Die Kanäle selbst aber, welche keine Mesodermauskleidung besitzen, gehören dem Mesenchymraum an.

In Fig. 92 ist zur Ergänzung zu Fig. 91 eine stark schematische Flächenansicht der Mundgegend von innen her gegeben, also so, wie sie sich bei einer Öffnung des Tieres vom Rücken her und nach Entfernung des Mitteldarmes darbieten würde. Über die Art der Schematisierung vergleiche man die Figuren-Erklärung. Das Diaphragma bildet an den Seitenwänden des Körpers die charakteristische velumartige, keilförmige Membran, deren Querschnitt (*di*) demjenigen von Fig. 88 völlig gleicht. Dann aber zeigt uns die Fig. 92 viel deutlicher den Übergang des Diaphragmas in das adorale Mesenchym**, welches hier von der Fläche zu sehen ist und sich nach vorn in die beiden oben erwähnten Zipfel (di_r und di_l) auszieht, nach hinten aber dem Bauchmark entlang noch ein Stück weit fortsetzt. Der Pharynx taucht in den Komplex ein. An seiner Ventralseite sehen wir die oben besprochene, auch hier wie in Fig. 91 mit × bezeichnete Cölombucht. Sie ist nach rechts und links von dem Mesenchym in Form zweier Lamellen (di_{ph}) begrenzt, die sich ventral an den Mesenchymbelag des Bauchmarks, dorsal an den Pharynx ansetzen. Der weitere Verlauf der Cölombucht in die beiden Divertikel hinauf ist in Fig. 92 nicht dargestellt, da er im adoralen Mesenchymkomplex verläuft und daher nicht zu sehen ist.

Es sei an dieser Stelle, da wir nun im Lauf der Beschreibung zu einem näheren Verständnis der Mundgegend gekommen sind, nochmals auf Fig. 90 verwiesen. Es handelt sich um die beiden Hohlräume, in denen die Commissuren und die sie begleitenden Gefäße ver-

*) Dasselbe gilt auch für die (nicht abgebildeten) Schnitte der Serie von Fig. 90, welche diese Verbindungsstelle treffen.

**) Dieser Übergang ist auch in Fig. 91 zu erkennen. Das Diaphragma selbst wäre dort, da es sich um einen medianen Sagittalschnitt handelt, auf der Mundseite naturgemäß nicht zu sehen, da es als einspringende Membran nur in den Flanken erscheint und nach dem Mund hin, wie gesagt, in das adorale Mesenchym übergeht. Sein Verlauf ist deshalb auf der oralen Seite nur als punktierte Linie eingezeichnet. Man kann feststellen, daß es an die Pyramide des adoralen Mesenchyms anschließt.

laufen und die am oberen Rand der Figur quer angeschnitten sind. Die Interpretation dieser Lumina ist nun leicht. Es sind die von der Cölombucht unter dem Pharynx ausgehenden beiden Divertikel, die sich in die beiden Diaphragmazipfel hinaufziehen. Die Wandungen, welche sie in Fig. 88 gegen das Blastocöl abgrenzen, sind demgemäß als Teile des Diaphragmas mit di_r und di_l bezeichnet.

Es erübrigt uns bloß noch, klarzulegen, wie sich die hier beschriebenen Verhältnisse der Metamorphose an die früheren vor der Metamorphose stehenden Stadien anschließen. Unsere ganze Beschreibung gipfelt darin, daß zwischen dem Diaphragma, dem adoralen Mesenchymkomplex und dem Vorderdarm eine innige Verwachsung besteht. Diese aber ist in den früheren Stadien noch nicht vorhanden. Man vergleiche Fig. 65, 77 und 78. Auch in den älteren dieser Bilder, Fig. 77 und 78, liegt der vordere Mesodermrand noch weit hinter der Mundöffnung und das Mesenchym steht in keiner Verbindung mit dem Anfangsdarm. Die spätere Beziehung zwischen beiden aber ist dennoch bereits dadurch vorbereitet, daß auch in diesen früheren Stadien sich die Mesenchymmembran (*mym*) auf der Ventralseite vom Vorderrand der mesodermalen Rumpfanlage zum larvalen Vorderdarm hinüberspannt und an der Unterseite des Vorderdarmes in dessen Mesenchymbelag übergeht, während sie sonst überall unabhängig von der larvalen Wandung des trochalen Gürtels bleibt. Während der Entwicklung des Stadiums Fig. 77 und 78 in die Stadien Fig. 79, 80, 88 und 91 erfährt die zwischen der Mundöffnung und dem vorderen Mesodermrand gelegene Zone eine beträchtliche Verkürzung und Kontraktion. Das ergibt sich leicht aus der Lage der Verzweigungsstelle des Bauchmarks gegenüber dem Mund. Die beiden Arme der Commissuren, die in Fig. 65 noch weit und in Fig. 77 und 78 noch ziemlich weit hinter der Mundöffnung sich gabelten, sind jetzt dicht hinter derselben. Man vergleiche dafür Fig. 80b, wo die Verzweigungsstelle sich dicht hinter dem Mund befindet. Gleichzeitig füllt sich hier wie überall der Mesenchymraum mit reichlichen Zellen, so daß der Charakter eines Raumes — sofern ein solcher vorhanden war, verloren geht, und der ganze Zwischenraum zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran zu einem Gewebe wird. Speziell in der Mundgegend kommt dadurch der von uns beschriebene adorale Mesenchymkomplex zustande (*omy* in Fig. 78, 79, 80a und anderen).

Der Zusammenhang zwischen ihm, dem Pharynx und dem Diaphragma ist jetzt unschwer zu erklären, denn er ist im Grunde auch schon in Fig. 65 und 77 vorgebildet. Wir brauchen uns bloß den Mesenchymraum unterhalb des Mundes zum Mesenchymgewebe entwickelt zu denken. Er kommt deutlicher schon in der Fig. 78 zum Ausdruck, wo der Pharynx die Entwicklung des Knäuels begonnen hat und vom Mesenchym (*omy*) bereits stärker umfaßt wird*). Andererseits müssen wir uns daran erinnern, daß die Mesenchymmembran der Oralgegend, wo der Mesenchymkomplex entsteht, nach den Seiten hin mit dem Mesodermrand in kontinuierlicher Verbindung steht. Wenn sich aus diesem Rand (unter Beteiligung

*) Es ist nicht der ganze Mesenchymkomplex, sondern nur das Profil des seitlichen, tiefer liegenden Teiles gezeichnet.

des Mesoderms von der caudalen, der Mesenchymmembran von der rostralen Seite her) die einspringende Membran, und damit der Vorläufer des Diaphragmas, herausbildet, so kommt damit die Verbindung des adoralen Mesenchymkomplexes mit dem Diaphragma ohne weiteres zustande.

Als letztes Stadium der Metamorphose ist endlich noch Fig. 103 zu besprechen, welche einen Sagittalschnitt durch einen jungen Wurm (Fig. 4) darstellt. Es muß allerdings, wie schon oben, bemerkt werden, daß dieses Exemplar eine etwas kümmerliche Ausbildung besitzt. Es entstand aus einer längere Zeit im Standglas weiter kultivierten Larve.

Der Trochus ist nicht mehr zu erkennen. Doch ist seine Lage noch aus der des Mundes zu entnehmen, welcher stets dicht hinter ihm gelegen war (vgl. z. B. Fig. 91). Also wäre die Lage des Trochus ungefähr durch den * in der Figur richtig bezeichnet. Das Diaphragma ist an diesem Tier schwieriger nachzuweisen, als in den bisher betrachteten Metamorphosestadien. Einerseits sind die Sagittalschnitte dafür nicht geeignet, weil in der ventralen Mediane der adorale Mesenchymkomplex die Stelle des Diaphragmas einnimmt, und in der dorsalen Mediane das dorsale Mesenterialgefäß den typischen Charakter des Diaphragmas als einspringender Membran abändert. Günstiger wären frontale Längsschnitte, die das Diaphragma in den Flanken des Tieres treffen, wo es typisch in die Körperhöhle einspringt. Solche standen mir jedoch nicht zur Verfügung. Außerdem ist das vorliegende Exemplar infolge seiner etwas kümmerlichen Ausbildung zum Nachweis der doch relativ dünnen Diaphragmamembran nicht geeignet.

Immerhin läßt sich seine Lage auch in diesem Fall durch Verfolgung der Schnittserie bis zu den die Flanken treffenden Schnitten feststellen. Sie ist in Fig. 103 durch ×—× mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit richtig bezeichnet; d. h., das Diaphragma dürfte am Hinterrand der verengten halsartigen Zone liegen, die von zahlreichen Mesenchymzellen erfüllt ist und nur eine stark eingeengte Höhle (*blc*) besitzt. Auf alle Fälle kann es nicht, wofern es wenigstens überhaupt ausgebildet ist, weiter hinten liegen, wo der Rumpf ein geräumiges Lumen besitzt und wo es nicht zu übersehen wäre*). Im übrigen ist es auch deshalb an der bezeichneten Stelle zu erwarten, weil dort das dorsale Mesenterialgefäß (*dmg*) von der Wandung abgeht, dessen Ansatz, wie wir aus den Metamorphose-Stadien (vgl. S. 186) und außerdem aus der Anatomie des erwachsenen Tieres wissen, im Diaphragma liegt und damit eine gute Erkennungsmarke auch für die Lage des letzteren bietet.

Aus dem Gesagten geht im Vergleich zu den früheren Stadien der Metamorphose selbst hervor, daß die Zone zwischen Trochus und Diaphragma, die wir als Perimetastomium (*pmst*) bezeichneten, hier eine weitere starke Reduktion erfahren hat, daß sie also am jungen Wurm nur noch ein kurzes halsartiges Stück bildet.

*) Das gleiche gilt für sämtliche Metamorphosestadien vom Typus der Fig. 5. Dort muß das Diaphragma an der Basis des Wulstes (d. h. des Perimetastomiums) gesucht werden. Es ist aber infolge der Kontraktion dieses Bereiches nicht sicher festzustellen.

b) Die Angaben anderer Autoren. Vergleich mit der Organisation des erwachsenen Zustandes.

Zunächst mögen einige Angaben SALENSKYS (1908) über die Entwicklung des Diaphragmas während der Metamorphose angeführt sein. SALENSKY ist im Irrtum mit seiner Annahme, wonach auch in der Metamorphose das Cölom gegen das Blastocöl abgeschlossen ist. Es sei »sehr deutlich von dem Blastocöl durch seine vordere Wand abgesondert«. Diese vordere Wand bilde »eine Art Diaphragma, welches seiner Lage nach mit dem von SPENGEL unter dem Namen ‚dissepimentartiges Diaphragma' beschriebenen Organ die größte Ähnlichkeit hat. Ich zweifle nicht — fügt er hinzu — daß das SPENGELsche Diaphragma des er wachsenen *Echiurus* aus der vorderen Wand der Peritonealhöhle seinen Ursprung nimmt« l. c. S. 367).

Nach unseren Beobachtungen geht das Diaphragma nicht aus der Vorderwand der Cölomhöhle hervor, da kein geschlossenes Cölom existiert*). Insofern trifft SALENSKYS Angabe nicht zu. Dagegen trifft seine Beschreibung mit Einschränkungen doch das Richtige: Auch nach unseren Beobachtungen entsteht das Diaphragma der Metamorphosestadien am Vorderrand des Mesoderms. Die Annahme SALENSKYS, wonach das SPENGELsche Diaphragma des erwachsenen Wurmes — mutatis mutandis — aus dem Vorderrand des Mesoderms hervorgeht, ist, wie der Vergleich lehren wird, durch unsere Beobachtungen bewiesen.

Für einen Vergleich der Zustände während der Metamorphose mit der Organisation des erwachsenen Tieres steht uns die Beschreibung der Anatomie des Neapler *Echiurus* der vorliegenden Arbeit zur Verfügung, welcher wir im ersten Hauptteil des Buches geliefert haben. Außerdem aber ist es angezeigt, auch die vortreffliche Beschreibung des *Echiurus echiurus*, die uns SPENGEL (1880, 1912a) gegeben hat, zu berücksichtigen.

α) Vergleich mit der Organisation des erwachsenen Neapler *Echiurus abyssalis.*

Bei einem solchen Vergleich der Verwandlungsstadien mit derjenigen des erwachsenen Tieres kommen folgende Punkte in Betracht:

Die Lage, die Form und die Ausbildung des Diaphragmas.

Die Beziehung zwischen den Mesenterien, den Frenulis und dem Diaphragma einerseits und dem Pharynx andererseits.

Von dem im vorhergehenden Abschnitte beschriebenen Material der Metamorphosestadien ziehe ich zum Vergleich insbesondere die Fig. 88, 90 und 91 heran. Man sollte erwarten, daß das älteste dieser Tiere, nämlich der fertig verwandelte junge *Echiurus* der Fig. 4 und 103, die beste Parallele zum erwachsenen Tier bieten würde. Dies ist aus mehreren

*) Der Irrtum des Autors wurde jedenfalls dadurch verursacht, daß die Mesenchymmembran am Vorderrand des Mesoderms in den Stadien vor der Metamorphose nach dem Larveninneren abbiegt. Dadurch wird ein vollkommener Abschluß des Cöloms gegen das Blastocöl vorgetäuscht.

Gründen nicht der Fall, einerseits wegen der erwähnten kümmerlichen Entwicklung dieses Tieres, andererseits deshalb, weil die zum Vergleiche wichtigste Region, das Peri-Metastomium, stark kontrahiert und deshalb nur schwer zu analysieren ist. Das gleiche ist auch für die Exemplare vom Typus der Fig. 5 zu sagen. Aus diesem Grunde bieten für die Vergleichung die Larven vom Typus der Fig. 91 ein übersichtlicheres Ausgangsstadium. Man wird demgegenüber einzuwenden versuchen, daß auf diese Weise die Kontinuität der Parallele mangle, daß es vor allen Dingen nicht bewiesen sei, daß das Diaphragma dieser Larven mit dem Diaphragma des erwachsenen Tieres identisch sei, und daß zum mindesten in Stadien mit kompaktem Kopflappen (Fig. 5 und 5a) eine Übergangsphase müßte beobachtet werden können. Abgesehen davon, daß, wie wir trotz der erschwerten Analyse (S. 177) gesehen haben, diese ältesten Tiere in der Tat einen Übergang bilden, ist darauf zu erwidern, daß auch bei einer Vergleichung in der hier versuchten Weise eine Reihe von auffälligen Parallelen zutage treten werden, welche eine Identität der Membran von Fig. 91 u. ä. mit dem Diaphragma des erwachsenen Wurmes absolut sicher beweisen. Außerdem ist es wohl von vornherein kaum denkbar, daß die fragliche Membran der Metamorphosestadien, nachdem sie eben erst während der Metamorphose selbst zur Bildung gekommen ist, wieder verschwinden sollte, um einem zweiten durchaus ähnlichen Gebilde Platz zu machen.

Wir haben im ersten Hauptteil gefunden, daß auch der erwachsene *Echiurus* ein Diaphragma besitzt und gesagt »daß es eine Haut darstellt, die sich annähernd quer durch die Leibeshöhle spannt und in der Mitte ein weites Loch besitzt, durch das der Darm hindurchtritt« (S. 30). Diese Beschreibung paßt ohne weiteres auch auf die Verhältnisse in der sich verwandelnden Larve. Man vergleiche besonders die Fig. 88 und 90.

Wir haben in jenem Abschnitt über das erwachsene Tier auch den Zusammenhang des Diaphragmas mit dem Darm festgestellt wie folgt: »Es besteht . . das Diaphragma aus einem rechten und einem linken Membranbogen, welche in der dorsalen Mediane zusammenhängen, während sie in der ventralen Mediane getrennt bleiben und nach vorn in die beiden Blätter der am Pharynx sich ansetzenden Mesenterien übergehen. Zwischen beiden Blättern läuft das Bauchmark durch« (S. 31). Diese beiden Mesenterien, haben wir im anatomischen Teil bemerkt, entspringen zu beiden Seiten des Bauchmarks an der Körperwand und setzen am Pharynx an dessen Ventralseite an. Seitwärts aber gehen sie, wie eben zitiert wurde, in die beiden Bogen des Diaphragmas über. Diese Mesenterien reichen im erwachsenen *Echiurus* ziemlich weit nach vorn, aber nicht bis zur Mundöffnung. Vielmehr enden sie vorher und statt durch sie wird der vorderste Teil des Pharynx durch radiärgestellte unregelmäßige septenähnliche Frenula an der Körperwand befestigt, die nicht nur an der Ventralseite des Darmes, sondern rings an seinem Umfang entspringen. Für die bildliche Darstellung dieser Verhältnisse verweise ich auf Fig. 14.

An diese Organisation kommen unsere Verwandlungsstadien ziemlich nahe heran, wenn auch nicht, ohne eine Lücke zu lassen. Am besten läßt sich dies an Hand der Fig. 92 klarlegen. Wir haben in dieser Figur den Zusammenhang des Diaphragmas (*di*) mit dem oben

(S. 174 ff.) besprochenen adoralen Mesenchymkomplex der Mundgegend dargestellt. Aus dem Mesenchymkomplex gehen die Pharynxmesenterien und, was allerdings hier noch nicht geschehen und infolgedessen auch nicht bewiesen ist, die Frenula hervor. Die Pharynxmesenterien sind bereits angelegt: es sind die mit di_{ph} bezeichneten Teile, die zu beiden Seiten des Bauchmarks entspringen. Ihr Ansatz am Pharynx entspricht durchaus demjenigen der Mesenterien. Auch ihre Beziehung zum Diaphragma paßt durchaus. Da sie Teile des ganzen Mesenchymkomplexes sind und von diesem das Diaphragma abgeht (Fig. 92), hängen sie mit dem Diaphragma selbst zusammen. In der Beschreibung des erwachsenen Tieres wurde weiter berichtet, daß das Diaphragma in der ventralen Mediane, zwischen den beiden Pharynxmesenterien, unterbrochen ist. Es zeigt einen vom Pharynx bis zum Bauchmark reichenden Schlitz (den wir — hier nebenbei bemerkt — auch bei *Echiurus echiurus* finden). Auch für diesen Schlitz haben wir in den Metamorphosestadien ein Äquivalent, da dort, wie erwähnt, eine Bucht (Fig. 92, ×) der Körperhöhle unter den Pharynx hinaufreicht, wodurch ebenfalls eine Unterbrechung des Diaphragmas in der ventralen Mediane zustande kommt. Ihre Lage zwischen den beiden Mesenterien-Anlagen und ihre Ausdehnung vom Pharynx bis an das Bauchmark stimmt genau mit dem Schlitze im Diaphragma des erwachsenen Tieres überein. Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß die Parallelen in Hinsicht auf das Diaphragma und die Pharynxmesenterien zwischen dem erwachsenen *Echiurus abyssalis* und der Larve vollkommen zu ziehen sind.

Die Lücke, die in der Homologisierung besteht, betrifft die Frenula. Sie heften im erwachsenen Tier den vordersten Teil des Pharynx an die Körperwand an, in den Metamorphose-Stadien dagegen sind sie noch nicht ausgebildet. Bei ihnen steckt der Pharynx noch völlig innerhalb des adoralen Mesenchymkomplexes selbst. Über ihre Entwicklung kann ich also keinerlei Angaben machen. Es ist wahrscheinlich, daß sie aus denjenigen Teilen des Mesenchymkomplexes, die dem Munde zunächst liegen, und der daran anschließenden Membran hervorgehen. Als Schwierigkeit ist dabei allerdings hervorzuheben, daß die Frenula im erwachsenen Tier nicht nur die Ventralwand, sondern ebensosehr die Dorsalwand des Körpers mit dem Pharynx verbinden, während der adorale Mesenchymkomplex während der Metamorphose auf die ventrale Wand beschränkt ist. Ich kann diese Diskrepanz nicht erklären.

Als Resultat dieser Vergleichungen ist somit die Herkunft der Pharynxmesenterien und des Diaphragmas einwandfrei klargestellt. Diese Mesenterien (und möglicherweise auch die Frenula) sind nicht mesodermalen Ursprunges, wie es schon nach ihrer Zugehörigkeit zu dem vor dem Diaphragma liegenden Körperabschnitt zu erwarten ist. Ihre Entstehung zeigt, daß es sich um Derivate des Mesenchyms und der Mesenchymmembran handelt. Für das Diaphragma aber ist nachgewiesen, daß es einerseits aus dem Vorderrand des Mesoderms, andererseits aus der Mesenchymmembran hervorgeht.

Einige besondere Bemerkungen müssen wir noch der Lage des Diaphragmas widmen.

Sie ist ein Punkt, in welchem die Organisation des erwachsenen Tieres mit derjenigen der Metamorphose-Stadien nicht ganz in Übereinstimmung zu bringen ist.

Zur Feststellung der Lage dienen einerseits die Borsten, ferner die Papillenringe an der Oberfläche des Rumpfes und endlich die Beziehung des Diaphragmas zu dem dorsalen Mesenterialgefäß. Bei den Tieren der Metamorphose (Fig. 80, 91, 92 u. a.) bildet das Diaphragma die gut sichtbare vordere Grenze des als Soma bezeichneten Körperabschnittes. Diese Grenze wird äußerlich durch die Papillen und Pigmentringe gekennzeichnet, deren Bildung auf das Soma beschränkt bleibt. Vor dieser Grenze liegt jene papillenlose Zone, deren Pigment nicht in Ringe geordet ist, die den Mund enthält, und die wir als Perimetastomium (*PMSt*) bezeichnet haben. Ich verweise im übrigen auf das S. 172 Gesagte und die Fig. 80a und 91, wo die äußere Grenze des Somas an der Ausbildung der Papillen zu erkennen ist, und die zugleich beweisen, daß diese Grenze im Innern in der Tat durch den Ansatz des Diaphragmas charakterisiert wird. Ferner geht aus den beiden Figuren in klarer Weise die Lage des Diaphragmas zu den Austrittsstellen der Borsten hervor. Diese liegen im zweiten oder dritten Papillenring vom hinteren Rand des Perimetastomiums, d. h. der Rumpfgrenze, an gerechnet.

Das Resultat ist also: das Diaphragma bildet in der Metamorphose die vordere Grenze des Somas und liegt um zwei oder drei Papillenringe weiter vorn als die Austrittsstellen der ventralen Borsten.

Am erwachsenen Tier dagegen haben wir andere Verhältnisse gefunden. Bei unserem Neapler Exemplar setzt das Diaphragma auf der ventralen Seite dicht vor den Borsten, nämlich zwischen den Borsten und dem ihnen vorausgehenden Ring kleiner Papillen an die Rumpfwand an. Mit dem dorsalen Teil reicht es etwas weiter nach vorn bis nahe an den zunächst vor den Borsten gelegenen Hauptpapillenkranz heran. Es liegen somit an dem vor dem Diaphragma gelegenen Vorderkörper drei Hauptpapillenringe (vgl. S. 30).

Es ist trotz dieser Differenz, wie schon oben erwähnt wurde, kaum möglich, das Diaphragma des erwachsenen Tieres als ein anderes Gebilde aufzufassen als die in der Metamorphose aufgefundene Membran. Dafür sprechen gewichtige Gründe, deren einen wir in den Beziehungen dieser Membran zum Pharynx und seinen Mesenterien bereits kennen lernten, während ein anderer in der Topographie des dorsalen Mesenterialgefäßes gegeben ist (Ansatz des Gefäßes am Diaphragma), was weiter unten (S. 186) noch erwähnt werden wird (vgl. auch S. 208f.).

Wir müssen also nach einer Erklärung für diese Diskrepanz suchen, und zu einer solchen, wenn auch nicht bewiesenen, wird man durch die Beziehung des Diaphragmas zu der Bewegungsmuskulatur der ventralen Borsten geführt. Man findet diese Muskeln, wie uns Fig. 81 gezeigt hat, schon in den Metamorphosestadien typisch ausgebildet. Ein Unterschied gegenüber dem fertigen *Echiurus* ist jedoch vorhanden: Im erwachsenen Tier setzen die dorsalen Parietalmuskeln am Diaphragma an und laufen in ihm bis an die Körperwand weiter. Dies gilt nicht nur für unsere Neapler Form, sondern ebenso für *E. echiurus*, wie Spengel (1880) beschrieben hat. Die gleichen Muskeln setzen jedoch in der Metamorphose an der

Körperwand selbst an, und zwar dicht unter der Ansatzzone des Diaphragmas. Die Erklärung für diese Änderung der Ansatzverhältnisse kann wohl darin gefunden werden, daß durch die Zugwirkung, den die Parietalmuskeln bei der Bewegung der Borsten auf den Ansatz des Diaphragmas an die Wandung ausüben, dieses selbst vom Hautmuskelschlauch gelöst, und damit sein Ansatz weiter nach rückwärts verlegt wird. Eine solche Erklärung hat, soviel ich sehe, mehrere Argumente für sich: sie erklärt nicht nur, warum im erwachsenen Tier die Ansätze der Parietalmuskeln auf das Diaphragma verlegt sind, sondern auch, warum die Muskelstränge im Diaphragma bis an die Körperwand weiter laufen und endlich, was unser Dilemma war, warum auch der Ansatz des Diaphragmas im erwachsenen Tier weiter zurück liegt, als während der Metamorphose selbst.

Wir hätten damit den hervorgehobenen Unterschied in der Lage des Diaphragmas zwischen dem erwachsenen und dem metamorphosierenden Tier erklärt*), und man kann darnach wohl sagen, daß die Organisation der Larve hinsichtlich der Darmverhältnisse und seiner Befestigung an der Körperwand Stufe um Stufe in den Zustand des erwachsenen Tieres übergeführt werden konnte, und daß damit wiederum die Grundlage für das Verständnis der ausgewachsenen Organisation gegeben ist.

β) Vergleich mit der Organisation des *Echiurus echiurus.*

Diesen Abschnitt können wir kurz erledigen, da wir im anatomischen Teil die Organisation des *Echiurus echiurus* auf Grund der Spengelschen Beschreibungen (1880, 1912a) bereits mit der Organisation des erwachsenen Neapler *Echiurus abyssalis* verglichen haben. Wir haben dort gefunden, daß die Verhältnisse des Diaphragmas und der Pharynxmesenterien, sowie des Pharynx selbst bei beiden Spezies ähnlich, bei der Neaplerform aber einfacher sind. Der Zustand der Metamorphosestadien steht, wie zu erwarten ist, demjenigen des erwachsenen Neapler *Echiurus* näher als dem des *Echiurus echiurus*, wo die Länge der Pharynx und die deshalb entstehende Pharynxschlinge, sowie die Kreuzung der Diaphragmaränder am ventralen Diaphragmaschlitz die Verhältnisse kompliziert. Es genügt hier darauf hinzuweisen, daß trotz dieser Komplikation die Verhältnisse der Metamorphose denjenigen auch des *Echiurus echiurus* ziemlich entsprechen. Die aus dem Mesenchymkomplex der Mundgegend hervorgehenden Lamellen der Larvenfigur 92 u. a. sind auch bei *E. echiurus* den Pharynxmesenterien gleichzusetzen, und der von Spengel beschriebene Schlitz im Diaphragma entspricht der von beiden Lamellen eingefaßten Öffnung. Die Lage des Diaphragmas, die zu einer gewissen Lücke in der Stadienreihe führte, ist bei *E. echiurus* dieselbe wie bei *E. abyssalis.* Es hätten somit auch hier die dort angestellten Erörterungen Geltung.

---

*) Eine andere Ursache für die Verlagerung des Diaphragmas könnte vielleicht auch in der Funktion dieser Membran liegen. Es wäre denkbar, daß sie an dem Füllungs- und Entleerungsmechanismus des Kopflappens beteiligt ist, daß nämlich bei der Schwellung des Kopflappens durch die Flüssigkeit der Körperhöhle das Diaphragma als Ventil funktioniert, welches (mit Hilfe des Darmes) ein Abfließen der Flüssigkeit vom vorderen Körperabschnitt in den hinteren verhinderte. Auch durch diesen von vorn nach hinten wirkenden Druck könnte der Ansatz des Diaphragmas nach hinten verlegt werden. (Man vergleiche dazu auch Spengel 1912a, S. 362.)

Es ist endlich auch noch kurz zu erwähnen wie SPENGEL, der Entdecker des Diaphragmas bei *E. echiurus*, dieses Gebilde gedeutet hat, und wie nach unseren Resultaten diese Deutung zu bewerten ist. Ihn habe, sagt SPENGEL, das Diaphragma »aufs lebhafteste an die Dissepimente der Anneliden erinnert« (1880, S. 492). Nach unseren Beobachtungen kann diese Deutung, die von SPENGEL in seiner neueren Arbeit (1912a) aufrecht erhalten wird, nur in ganz spezialisiertem Sinne weiter bestehen. Das Diaphragma ist nicht ein Dissepiment, wenigstens nicht innerhalb des Rumpfbereiches, sondern die Grenze zwischen Rumpf und Kopfteil, zwischen dem mesodermalen Rumpf, der höchstens bei den Vorfahren einmal segmentiert war (was hier nicht erörtert werden soll) und dem larvalen Stück, an dessen Aufbau das Mesoderm wenigstens bis zum Zustand des jungen Wurmes keinen Anteil hat. Man wird diese Grenze darum nicht als Dissepiment im gewöhnlichen Sinn bezeichnen können.

2. Die Befestigung der übrigen Darmabschnitte an der Körperwand.

Wir können uns, was unsere eigenen Beobachtungen anbetrifft, kurz fassen. Der Ösophagus besitzt in den Larven — man vergleiche Fig. 79, 80*), 82, 83, 88, 91 — keine Befestigung an der Körperwand. Eine solche ist erst vom folgenden Abschnitt an, den wir als Kropf bezeichnet haben, wieder vorhanden, und zwar vermittelst der beiden Mesenterialgefäße.

Wir haben in den früheren Kapiteln an den Larvenstadien zwei mesodermale Mesenterien beschrieben, ein dorsales und ein ventrales, welche an dem Darm von hinten bis in die Region der larvalen Ösophagealkammer reichen. Schon dort wurde hervorgehoben, daß diese Mesenterien bis auf eine Anzahl Stränge rückgebildet werden, aus deren vordersten eben die beiden medianen Blutgefäße hervorgehen. Man vergleiche dafür die Schemata VII, a—c (S. 160) und das Kapitel S. 189 ff., wo die Entstehung der Mesenterialgefäße beschrieben wird. Ich führe hier lediglich für die Darmbefestigung den Vergleich mit dem erwachsenen Tier weiter aus.

Das dorsale Mesenterialgefäß heftet sich am erwachsenen Neapler *Echiurus* unter Bildung eines kleinen Mesenteriums an das Hinterende des Ösophagus an und legt sich dann dem folgenden als Kropf bezeichneten Darmabschnitt dicht an. (Man vergleiche S. 24, 28, 34 und Fig. 3.) Das ventrale Mesenterialgefäß dagegen heftet sich an die Übergangsstelle vom Zwischendarm zum Mitteldarm. Wir haben diese Darmabschnitte bereits in Kapitel S. 168 ff. mit bestimmten Darmteilen der Verwandlungsstadien identifiziert, zum Teil auf Grund eben dieser Gefäßansätze, zum Teil auf Grund anderer Vergleichspunkte. Ich kann auf die betreffenden Stellen hinweisen und hier nur noch beifügen, daß die Übereinstimmung von Larve und Wurm in dieser Richtung vollständig ist.

---

*) Für die Larven der Fig. 79 und 80 wurde dies an den aus den zugehörigen Individuen hergestellten Schnittserien nachgewiesen.

Die SPENGELsche Beschreibung deckt sich in allen Punkten mit diesen Angaben. Dem Ösophagus, der auf den Pharynx folgt, fehlt auch nach SPENGEL am Anfangsteil jegliches Mesenterium. An seine zwei hinteren Drittel aber tritt »das dorsale Gefäß . . . nahe heran und verbindet sich mit ihm durch ein schmales dorsales Mesenterium, während das Gefäß andererseits durch einige muskulöse Frenula mit der Leibeswand zusammenhängt. Unter beständiger Verschmälerung des Mesenteriums verläuft das Gefäß bis ans Hinterende des Kropfes« (1880, S. 493).

Für die Befestigung des Mitteldarms und Hinterdarms müssen wir uns an die SPENGELsche Beschreibung des *E. echiurus* halten, da diese Darmabschnitte bei unserem Neapler Exemplar schlecht erhalten waren. Es ist zu vermuten, daß diese Mesenterialstränge im erwachsenen *Echiurus abyssalis* eine stärkere Rückbildung erfahren als bei *E. echiurus*, der uns deshalb um so wertvoller für die Vergleichung ist, da er mehr Vergleichspunkte zuläßt.

Wie wir gesehen haben, geschieht in der Larve die Befestigung der entsprechenden Darmteile, vor allem der Rektalkammer, die den ganzen Hinterdarm und einen Teil des Mitteldarms liefert, durch ein ventrales und ein dorsales Mesenterium, die jedoch beide, das ventrale in höherem Maß, wieder zu einzelnen Strängen reduziert werden. Man findet diese Entwicklung in den Schematen VII a—c und den Fig. 65, 77, und 78 dargestellt. In den Fig. 79 und 80 habe ich auf diese Verhältnisse bei der Zeichnung der Totalpräparate seinerzeit zu wenig geachtet. Es sind auch hier, wie nachträglich die Schnittserien gelehrt haben, auf der Dorsalseite noch Mesenterialstränge vorhanden.

Mit diesem Befund stimmt das Verhalten des *E. echiurus* nach SPENGEL genau überein. Zwischendarm, Mitteldarm und Hinterdarm »gleichen einander hinsichtlich ihrer Befestigung an der Leibeswand, die bei ihnen ausschließlich durch zarte muskulöse Frenula geschieht, welche von der dorsalen Mittellinie des Darmes entspringen und sich an den verschiedensten Stellen des Hautmuskelschlauchs ansetzen«. Also die Anheftungsstellen am Darm entsprechen dem Ansatz des dorsalen Mesenteriums in der Larve: beide liegen am Darm nur in der dorsalen Medianlinie. Auf welche Weise die Ansatzstellen an der Körperwand, die in der Larve auch ziemlich genau auf die Medianlinie beschränkt sind, im erwachsenen Tier »an die verschiedensten Stellen des Hautmuskelschlauchs« (SPENGEL 1880, S. 494) gelangen, können wir allerdings nicht erklären.

Es bleibt uns endlich noch die Befestigung des Afterdarmes. »Unmittelbar vor dem After«, berichtet SPENGEL (ib.), »ändert sich dies Verhalten [der Befestigung] und zwar in ganz entsprechender Weise wie am Anfang des Pharynx, indem die Frenula sich radiär um den Darm gruppieren und von allen Seiten desselben entspringen« (ib. S. 494). Das gleiche ist auch für den Afterdarm des erwachsenen Neapler *Echiurus* zu sagen. Die Larvenentwickelung gibt auch hierfür die morphologische Erklärung. Es ist auf Grund der Mündungen der Analblasen, wodurch die vordere Grenze des Afterdarmes festgelegt wird, als sicher anzunehmen, daß der Afterdarm der kurze Darmabschnitt ist, der von Anfang an im Bereich des von uns in der Larve beschriebenen Analabschnittes liegt. Wir haben oben (S. 113 ff.) dargelegt, daß dieser Analabschnitt in

der Larve durch den Mangel einer Mesodermauskleidung charakterisiert wurde, da er ursprünglich hinter dem analen Rand der Mesodermzipfel liegt. Darnach ist es plausibel, daß auch später dieser Darmteil, der entsprechend dem Analabschnitt sehr kurz bleibt, nicht durch mediane Mesenterien befestigt wird, da das Mesoderm, welches sie hätte bilden können, fehlt. Spengel hebt hervor, daß die Befestigung des Afterdarmes derjenigen des Pharynx gleich sei und in radiär gestellten Frenulis bestehe. Diese Ähnlichkeit erscheint auf Grund der Larvenentwicklung verständlich. Für die Befestigung des Afterdarmes kommt, wie für den Pharynx, nur das Mesenchym in Betracht, das in der Larve den Bereich des Analabschnittes ausfüllt, ähnlich wie das adorale Mesenchym die Umgegend des Pharynx bildet. Die gleiche Herkunft dürfte auch mit der gleichen Ausbildung der Darmbefestigung in Beziehung stehen.

Zusammenfassend läßt sich folgendes Ergebnis formulieren:

Wir haben in den verschiedenen Differenzierungen der Mesenterien und Frenula, welche den Darm an der Körperwand befestigen, eine ähnliche Erscheinung wie in der Zusammensetzung des *Echiurus*-Körpers überhaupt zu sehen. Am Rumpf unterschieden wir (vgl. S. 146) während der Metamorphose auf Grund der Beteiligung des sekundären Mesoderms drei Hauptabschnitte: Als mittleren Abschnitt das Soma, woran das Mesoderm typischen Anteil nimmt. Er schließt vorn mit dem Diaphragma ab. Dann einen vorderen Abschnitt, der vor dem Diaphragma liegt und an dem das Mesoderm nicht beteiligt ist; man kann ihn als Prosoma bezeichnen, welches wiederum in zwei Teile zerfällt, das Prostomium oder den Kopflappen bis zum Mund und das Perimetastomium oder den Hals des Kopflappens. Endlich liegt hinter dem Soma der dritte Abschnitt, den man mit Eisig (1898) u. A. als Pygidium bezeichnen kann, und der die hinter dem caudalen Rand des Mesoderms gelegene das Hinterende bildende Kalotte umfaßt, an welcher das Mesoderm nicht beteiligt ist (Analabschnitt, auf S. 146 nicht berücksichtigt)*). Am fertig ausgewachsenen Tier ist das Perimetastomium und die hintere Kalotte (das Pygidium) sehr stark reduziert. Der mittlere Abschnitt dagegen macht fast den ganzen Rumpf aus.

Diesen drei Abschnitten entsprechend verhalten sich die Mesenterien und Frenula. Auch sie gliedern sich in drei Regionen: im vorderen Abschnitt (Perimetastomium) vor dem Diaphragma, in den der Pharynx gehört, entwickeln sich aus dem Mesenchym radiäre Frenula und zwei besondere ventrale Pharynxmesenterien. Im mittleren großen Abschnitt, dem eigentlichen Rumpf (Soma), entwickeln sich aus dem Mesoderm ein dorsales und ein ventrales Mesenterium, als deren Reste im erwachsenen Tier noch median am Darm ansetzende Frenula übrigbleiben. Im hinteren Analabschnitt (dem Pygidium) mit dem Afterdarm wiederum sind radiäre aus dem Mesenchym entstehende Frenula ausgebildet.

---

*) Wir werden auf diese Einteilung des *Echiurus*-Körpers, die wesentliche theoretische Bedeutung für den Vergleich mit der *Anneliden*-Entwicklung besitzt, im zweiten Bande bei einer allgemeinen Erörterung über den *Echiuriden*-Körper näher eingehen.

Man kann also wohl sagen, daß die auffallend verschiedenen mannigfaltigen Befestigungen der zahlreichen Darmteile, wie sie bei den erwachsenen Tieren beider *Echiurus*-Spezies vorhanden sind, fast lückenlos durch unsere Untersuchung der Metamorphose erklärt werden.

G. Die Entstehung der Blutgefäße.

Wir beobachten an den sich verwandelnden Larven bereits alle Blutgefäße — es sind deren fünf — die das erwachsene Tier besitzt (vgl. S. 33 ff.). Sie sind, mit Ausnahme des Darmgefäßes, schematisch in der Textfig. VII c (S. 160) dargestellt.

Im Rumpf verläuft ein ventrales Längsgefäß oder Bauchgefäß (*vg*), das dem Bauchmark entlang aus der Analgegend bis in die Mundgegend zieht. Zwischen den ventralen Borsten zweigt von ihm ein Gefäß ab, welches quer durch die Körperhöhle in der Sagittalebene zum Mitteldarm hinläuft. Wir haben es als ventrales Mesenterialgefäß (*vmg*) bezeichnet. Unterhalb des Mundes teilt sich das ventrale Längsgefäß in zwei Äste. Diese folgen zuerst mit geringen Abweichungen den beiden Schlundcommissuren; sie fassen also den Pharynx zwischen sich und treten dann, dicht unter den Commissuren hinlaufend, in den Kopflappen ein, den sie den beiden Rändern entlang seiner ganzen Länge nach durchziehen. Wir bezeichnen sie als seitliche Kopflappengefäße (*skg*). Am breiten Vorderrand des Kopflappens folgen sie dem Nervenstrang bis in die Mitte und vereinigen sich dort. Von der Vereinigungsstelle geht der dorsalen Fläche des Kopflappens entlang ein mittleres Längsgefäß zurück, das dorsale Kopflappengefäß (*dkg*). Wir haben also im Kopflappen drei Gefäße, die alle drei den Kopflappen in der Längsrichtung durchziehen: zwei seitliche, mehr an der Ventralseite verlaufende und ein mittleres, das an der Dorsalseite des Kopflappen hinzieht. Dieses tritt dorsal vom Pharynx aus dem Kopflappen in den Körper über und läuft an dessen Rückenwand in der Mediane bis zum Diaphragma. Wir haben dieses zwischen der Kopflappenwurzel und dem Diaphragma liegende Stück schon in der Organisation des erwachsenen Tieres als dorsales Gefäß (*dg*) bezeichnet. Am Diaphragma geht es von der Körperwand ab und läuft zuerst am Diaphragma, später frei durch die Körperhöhle in der sagittalen Mediane bis an den Ösophagus. Dieser Abschnitt ist das dorsale Mesenterialgefäß (*dmg*). Die Verbindung zwischen den beiden Mesenterialgefäßen dem Darme entlang bezeichnen wir als Darmgefäß (vgl. Fig. 91, *ig*; in Fig. VII c ist es nicht eingetragen).

Die beschriebenen Gefäße entstehen nicht alle gleichzeitig. Die Körpergefäße, nämlich das Bauchgefäß und die beiden Mesenterialgefäße, werden schon vor der Metamorphose in den Larvenstadien angelegt. Erst später aber, mit der Umbildung der Episphäre zum Kopflappen, werden die Kopflappengefäße gebildet, und hier wieder zuerst die beiden seitlichen und zuletzt das mittlere.

Ihrer Entstehung nach können wir die Gefäße in zwei Gruppen teilen. Die einen entstehen im Anschluß an die Bildungen des sekundären Mesoderms, womit übrigens für die

Elemente, die die Gefäßwandungen selbst aufbauen, noch nichts gesagt sein soll. Es sind: Bauchgefäße, Mesenterialgefäße und Darmgefäß. Die Kopflappengefäße dagegen entstehen nicht im Zusammenhang mit dem sekundären Mesoderm, sondern unabhängig von ihm als reine Bildungen des Mesenchyms.

Literaturangaben zur Entstehung der Gefäße sind nur wenige zu erwähnen, die ich vorweg hier angeben will. HATSCHEK (1880, S. 25) erwähnt bei der sich verwandelnden Larve des *E. echiurus* das Bauchgefäß und das »am Darm liegende Rückengefäß«, welches wohl mit unserem dorsalen Mesenterialgefäß identisch ist. Über die Entstehung berichtet er nichts. SPENGEL (1879) erwähnt bei der sich verwandelnden weiblichen *Bonellia* die drei Kopflappengefäße, die beiden Mesenterialgefäße und das Darmgefäß. Über die Entstehung der Gefäße des Kopflappens, berichtet er, könne er keine Beobachtungen mitteilen. »Die Gefäße der Leibeshöhle sind als Duplikaturen des dieselbe auskleidenden Peritoneums aufzufassen.« Besonders hervorheben möchte ich seine Angabe über das Darmgefäß. Das Darmperitoneum »umschließt nämlich den Darm als ein ziemlich erweiterbares Rohr und in den Hohlraum dieses Rohres mündet das . . . vom Bauchgefäß zum Darm ziehende Gefäß. . . . Ich darf das Verhalten demnach in der Form darstellen, daß der Darm — nur der Ösophagus ist davon ausgenommen — in einem Gefäße liegt« (S. 389 f.). Wir werden bei unseren *Echiurus*-Larven ein ganz ähnliches Darmgefäß vorfinden.

Endlich hat SENNA (1908, S. 43) in einer *Echiurus*-Larve vom Typus unserer Fig. 5 die Kopflappengefäße und das Bauchgefäß gesehen, ohne aber auf die Entstehung näher einzugehen.

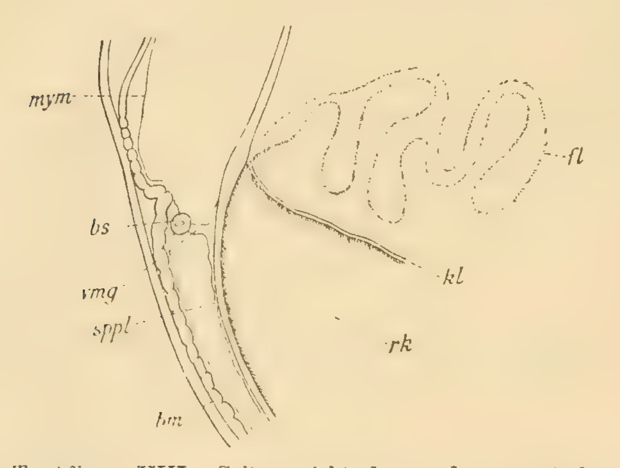
1. Das ventrale Längsgefäß oder Bauchgefäß.

Wir finden das Bauchgefäß zuerst in den Larven, wo sich die Somatopleura zu einem die ganze Rumpfzone ventral und dorsal auskleidenden Überzug entwickelt hat, wie in Fig. 60 und 62 (*vg*; vgl. auch Textfig. VII a und b). Aus diesen Figuren ist seine Lage zu erkennen. Es ist ein durchsichtiger, in der Medianlinie dem Bauchmark folgender Schlauch, den auch bereits HATSCHEK (1880, S. 19) erwähnt hat. In Fig. 60 und 62, Ansichten vom analen Pol, läuft es gut sichtbar unter dem Bauchmark hin. In Textfig. VII, ebenso in dem ganz alten Stadium der Fig. 5 ist es in seitlicher Ansicht gezeichnet.

Über den Bau des Gefäßes geben Fig. 94 und 95 Aufschluß. Sie stellen Querschnitte durch das Gefäß und die nächste Nachbarschaft einer alten sich verwandelnden Larve dar, vom Stadium etwa der Fig. 79, und zeigen, welche Beziehungen bestehen zwischen dem Blutgefäß, dem Mesoderm und dem Mesenchym. Der eine in Fig. 94 dargestellte Schnitt ist hinter den Borsten durch gelegt. Das Bauchmark und die Rumpfwand sind quer geschnitten. Die Rumpfwand aber wurde ganz, der Bauchmarkquerschnitt fast ganz weggelassen. Die Verhältnisse sind ähnlich wie in Fig. 95, welche einen größeren Teil der Bauchseite abbildet, und auf die deshalb zur Orientierung verwiesen sei. Ungefähr in der Mitte des Bauchmarks (*bm*) hängt das Gefäß als eine Bildung des Mesodermüberzuges (*sopl*), der das Bauchmark über-

kleidet. Das Bild beweist, daß das Gefäß als Längsfalte aus dem genannten Überzug entsteht, die in das Cölom hinein gebildet wird. Der Faltungsprozeß ist in unserem Präparat noch nicht völlig abgeschlossen, so daß sich der Übergang der Somatopleura von beiden Seiten in die Gefäßwand, und damit der Charakter der Falte, unschwer erkennen läßt.

Dieser Prozeß der Gefäßbildung erlaubt eine Folgerung auf die Herkunft des Lumens. Man muß schließen, daß es ursprünglich dem zwischen Mesenchymmembran und Ektoderm gelegenen Raum angehört, den wir als mesenchymatischen Raum bereits an anderer Stelle (S. 137) erwähnt haben. Ich erwähne dies, obgleich das Gefäß ein deutliches Lumen noch gar nicht hat, weil wir auch die Lumina der Kopflappengefäße vom Mesenchymraum ableiten müssen. Es sei daran erinnert, daß dieser im Verlauf der Metamorphose mehr und mehr von Mesenchymzellen aufgefüllt wird, so daß man zur Zeit der Gefäßbildung von einem wirklichen Raume nicht mehr reden kann (vgl. S. 223 ff.).



Textfigur VIII. Seitenansicht des vorderen ventralen Mesodermbereichs einer lebenden Larve im Anfang der III. Periode. Nur die Hauptumrisse mit Camera gezeichnet. Vergr. 250/1, Orig. auf 3/4 verkleinert.
bm Bauchmark, *bs* Borstensack, *fl* Flimmerapparat, *kl* Mitteldarmklappe, *mym* Mesenchymmembran, *rk* Rektalkammer, *sppl* Splanchnopleura, *vmg* ventrales Mesenterialgefäß.

Wir haben auf S. 108 u. a. O. erfahren, daß sich die Mesenchymmembran im Bereich des Rumpfes, nämlich soweit die Somatopleura reicht, an die Körperwand anlegt und damit zwischen Mesoderm und Ektoderm zu liegen kommt. Dadurch wird die Frage aufgeworfen, ob an der Bildung des ventralen Längsgefäßes nicht neben der Somatopleura auch das Mesenchym beteiligt ist, indem die Mesenchymmembran bei der Abfaltung des Gefäßes auch mit eingefaltet wird. Diese Frage ist um so mehr berechtigt, als wir weiter unten (S. 194) sehen werden, daß die Kopflappengefäße nur vom Mesenchym aus gebildet werden. Außerdem hat diese Frage auch allgemeineres Interesse für die Theorie der Gefäßbildung.

Für diese Frage ist das Verhalten des Bauchgefäßes am vorderen Rand des Mesoderms besonders instruktiv. In der Textfig. VIII ist der ventrale Teil einer Larve in Seitenansicht nach dem Leben gezeichnet. Die Mesenchymmembran (*mym*) geht, soviel man an dem lebenden Objekt sehen kann, ohne Unterbruch in die Wandung des ventralen Mesenterialgefäßes (*vmg*), und da dieses mit dem Bauchgefäß (*vg*) zusammenhängt, auch in das Bauchgefäß selbst über. Die Mesenchymmembran wäre darnach am Aufbau des Gefäßes beteiligt. Die Grenze des Längsgefäßes gegen das Bauchmark hin ist nicht eingezeichnet. Sie war, weil das Gefäß in einer vom Bauchmark gebildeten Rinne verläuft, nicht zu sehen.

Genaueren Aufschluß verschafft uns Fig. 95, die der gleichen Serie wie Fig. 94 entnommen ist, aber eine Kombination von neun weiter rostral gelegenen Schnitten darstellt, welche die Randzone des Mesoderms treffen. Die ungefähre Lage der Schnitte ist in Textfig. VI

(auf S. 152), einer um ein weniges jüngeren Larve, angegeben. Das Bauchmark (*bm*) und die Rumpfwand sind vollständig abgebildet. An ihr lassen sich im rechten Teil der Figur die für die Rumpfwand typischen Schichten erkennen, und zwar von außen nach innen: das Ektoderm (*ekt*), die Ringmuskelschicht (*rm*) und die Längsmuskelschicht (*lm*). Die Schrägmuskelschicht ist nicht zu erkennen. Im linken Teil der Figur sehen wir die Verhältnisse, wie sie am Übergang der Somatopleura in die Mesenchymmembran bestehen. Das Bauchmark ist noch von typischer Somatopleura überzogen. Wir können aber seinen Übergang weiter (im Bilde nach links) verfolgen. Am äußersten linken Rand geht er in die typische Mesenchymmembran über, die als solche außer durch ihr dünnes, hautartiges Aussehen auch dadurch qualifiziert wird, daß sich der Sammelkanal des Protonephridiums (*pnd*) an sie anlegt. Dieser liegt, wie wir wissen, schon wesentlich vom Mesodermrand entfernt in rein larvalem Bereich. Diese Mesenchymmembran-Somatopleura geht nun, wie das Bild zeigt, kontinuierlich in die Falte über, welche die Bauchgefäßanlage darstellt. Es ist darnach die Beteiligung des Mesenchyms am Aufbau der Gefäßwand nahezu sichergestellt*).

2. Die Mesenterialgefäße und das Darmgefäß.

a) Das ventrale Mesenterialgefäß.

Wir haben gesehen, daß am Aufbau des Bauchgefäßes neben dem Mesoderm sehr wahrscheinlich auch das Mesenchym eine Rolle spielt. Wir werden weiter unten sehen, daß bei den Gefäßen des Kopflappens das Mesenchym allein die Wandung bildet. Dagegen haben wir in den Mesenterialgefäßen und dem Darmgefäß die einzigen Stücke, wo allem Anschein nach nur das Mesoderm am Aufbau beteiligt ist.

Das ventrale Mesenterialgefäß wird vom vorderen Rande des ventralen Mesenteriums geliefert, der sich schon früher vor den hinteren mesenterialen Teilen, die getrennte Blätter bleiben, durch seine starke Entwicklung und Einheitlichkeit auszeichnet und im Verlauf der Larvenentwicklung fast allein übrigbleibt, während die anderen Teile des Mesenteriums zugrunde gehen. Da die Mesenchymmembran in der Larve nur der Körperwand entlang läuft und mit dem Mitteldarm in keiner Verbindung steht, kann sie an der Bildung dieses Gefäßes nicht beteiligt sein.

---

*) Die Verhältnisse werden dadurch kompliziert, daß die Mesenchymmembran in der uns interessierenden Übergangszone eine sehr verwickelte Topographie besitzt. Sie geht nämlich nicht nur in die Falte des Bauchgefäßes über, vielmehr bildet sie noch zwei weitere Duplikaturen, aus denen später die auf S. 174 besprochenen Diaphragmazipfel (Fig. 92 di_l und di_r) mit den Wurzeln der beiden seitlichen Kopflappengefäße hervorgehen. Auch diese Duplikaturen, die in Textfig. VI zu sehen sind (*skg*), setzen in der Übergangszone an das Bauchgefäß an. Aus diesem Grunde erscheinen auch — da sie die Fortsetzungen der Duplikaturen sind, die beiden Blätter der Mesenchymmembran-Somatopleura, welche in Fig. 95 die Bauchgefäßfalte bilden, doppelschichtig. Die innere Schicht (die in Fig. 95 den über dem Bauchmark liegenden dreieckigen Raum ✳ begrenzt) geht rostral in den zwischen beiden Duplikaturen ausgespannten Teil der Mesenchymmembran über, den wir in Textfig. VI zwischen den beiden Commissurästen sehen. Er keilt vor dem Kreuzungspunkt der Interbasalmuskeln (*ibm*) mit dem Mesenterialgefäß (*vmg*) aus.

Die Genese des Gefäßes aus dem vordersten Mesenterialstrang geht im groben aus den Schematen der Textfig. VII a bis c hervor, denen als genaue dokumentarische Bilder die Fig. 77, 78, 83 und 91 sowie die Textfigg. VI (S. 152) und VIII zur Seite stehen.

In Textfig. VI und VIII sind zwei Zeichnungen nach lebenden Objekten gegeben. Wir haben Fig. VIII bei Besprechung des ventralen Längsgefäßes bereits kurz erwähnt. Wir sehen den typischen Ansatz des Mesenterialgefäßes (*vmg*) am Mitteldarm. Das Mesoderm bekleidet, wie wir an anderer Stelle (S. 166 ff.) besprochen haben, nur den caudal von der Ansatzstelle gelegenen Darmteil und hört in rostraler Richtung mit dem Gefäßansatz auf. An der Bauchwand geht das Mesenterialgefäß zwischen den Borsten (Fig. VIII, *bs*) in das Bauchgefäß über. Nach vorn aber läuft, wie oben gesagt, seine Wandung in die Mesenchymmembran (*mym*) aus, die sich von der Körperwand abhebt und den typischen Abstand gewinnt.

In Textfig. VI ist die Ansicht einer lebenden älteren Larve mit größeren Borsten, und zwar gibt sie die Bauchfläche, von innen gesehen, wieder. Sie zeigt die Beziehungen zwischen Längsgefäß (*vg*) und Mesenterialgefäß (*vmg*). Beide gehen ineinander über (bei dem kleinen ×). Ferner läßt sie die typische Lage der Gefäßabzweigung zwischen den Borsten (*b*) erkennen. Von dieser Stelle gehen außerdem die zwei Muskeln ab, die sich an die Basis der Borstensäcke anheften. Wir haben darüber schon S. 152 berichtet und stellen hier an Hand der Figur nur noch einmal fest, was schon an jener Stelle von Wichtigkeit war: daß die Gefäße und die Muskeln am gemeinsamen Kreuzungspunkt verwachsen sind. Der Ansatz des Mesenterialgefäßes am Darm ist in dieser Figur nicht gezeichnet.

In Fig. 77 und 78 sind zwei ältere Stadien abgebildet. Fig. 77 gibt noch ähnliche Verhältnisse wie Textfig. VI. Das ventrale Mesenterialgefäß setzt sich dicht vor der Rektalkammergrenze an der Darmwand an. (Der Ansatz an das Ventralgefäß wird vom Bauchmark verdeckt.) Die Beziehung zu den beiden Borstenmuskeln ist auch hier vorhanden. Wir haben davon bereits auf S. 152 berichtet. Ähnliche Verhältnisse wie Fig. 77 bietet auch Fig. 78. Ich brauche nicht weiter auf sie einzugehen; sie bietet nichts Neues.

Fig. 83 und 91 endlich stellen den Zustand der alten Individuen am Ende der Metamorphose dar. Der Ansatz des Mesenterialgefäßes am Darm hat sich nun weiter nach vorn, bis an das verengte, als »Hals« (*kr*) bezeichnete Vorderstück, der Ösophagealkammer vorgeschoben. Das Gefäß zieht sich in der Fig. 83 vom Darmansatz dicht unter dem Vorderdarm hin und mündet in das Bauchgefäß (*vg*) ein. Dieses wird dabei vom Bauchmark (*bm*) etwas abgehoben, so daß wir es als zweischenkliges Stück sehen. Man sieht in dieser Abbildung nun auch die Fortsetzung des Bauchgefäßes nach der Episphäre hin. Es gabelt sich entsprechend der Gabelung der Commissuren (*co*) und geht, in der Mundgegend allerdings nur unsicher nachweisbar, in die beiden seitlichen Kopflappengefäße (*skg*) über. Von diesem ist nur das eine über den Mund hinziehende eingezeichnet.

Die Natur des Mesenterialgefäßes als eines häutigen Schlauches geht aus dieser Figur sehr deutlich hervor. Die Verhältnisse der Fig. 91 sind nach dem für Fig. 83 Gesagten ohne

Schwierigkeit zu verstehen. Zu bemerken ist bestenfalls, daß der Ansatz des Mesenterialgefäßes am Bauchgefäß hier sehr deutlich ist und auch in diesen ältesten Stadien die ursprüngliche Lage zwischen den Austrittsöffnungen der Borsten beibehalten hat.

b) Das dorsale Mesenterialgefäß.

Das dorsale Mesenterialgefäß ist eine dem gleichnamigen ventralen Gefäß entsprechende Bildung, ist als solche aber nur während der Metamorphose zu erkennen.

Es ist auch hier auf die Schemata VIIa bis c hinzuweisen. Das Gefäß geht aus dem vordersten Strang des dorsalen Mesenteriums (*dmst*) hervor. Diese Herkunft ist um so sicherer nachzuweisen, als die dorsalen Mesenterialblätter länger erhalten bleiben und zusammen länger ein typischeres, einheitliches Mesenterium bilden als die ventralen (Fig. VIIa und b, S. 160). Belege zu den schematischen Bildern (von denen Fig. a fast genau mit einer genauen Zeichnung eines lebenden Objekts übereinstimmte) bilden die Fig. 65, 77 und 78. In Fig. 77 und 78 sind noch große Teile des dorsalen Mesenteriums vorhanden. Doch steht in beiden und besonders in Fig. 78 der Gefäßstrang (*dmst*) durch seine Stärke und eine gewisse Isolierung bereits in Gegensatz zu anderen Mesenterialsträngen*). Wie wir wissen, hält der Ansatz dieses Gefäßes am Darm die Grenze der Rektalkammerwand während der Larvenentwicklung nicht so genau inne wie das ventrale. Wir finden ihn in Fig. 77 und 78 bereits auf die Ösophagealkammer (*oek*) vorgeschoben.

In den alten Verwandlungsstadien (Fig. 83 und 91) ist wie beim ventralen auch der Ansatz des dorsalen Mesenterialgefäßes auf der Ösophagealkammer weit vorgeschoben. Er liegt in beiden Figuren, wie schon oben besprochen wurde, am Vorderende des »Halses« (*kr*), d. h. jenes verschmälerten Vorderabschnittes der Ösophagealkammer, an.

Der Ansatz des Gefäßes an die Rückenwand des Körpers bedarf noch einiger Worte. Wir haben oben (S. 186) gesagt, daß es auf das Diaphragma übergehe. Fig. 91 steht damit scheinbar in Widerspruch, da dort das Diaphragma (*di*) weiter vorn eingezeichnet ist. Der Widerspruch ist jedoch nur scheinbar, denn der dort gezeichnete Diaphragmateil ist das an den Seitenwänden des Körpers ansetzende Stück (auf die Sagittalebene projiziert vgl. S. 174). In der Rückenmitte zieht es sich gegen den Gefäßansatz hinunter, so daß dort Diaphragma und Gefäß auf eine Strecke zusammenhängen. In Fig. 83 (ebenso, wenn auch in der Reproduktion nur undeutlich, in Fig. 80a) liegen, wie nicht nur das Totalpräparat, sondern bei Fig. 80a auch die Schnittserie zeigte, Gefäßansatz und Diaphragma beisammen.

c) Das Darmgefäß.

Das Darmgefäß ist das am Darm verlaufende Gefäßstück, welches die Verbindung zwischen den beiden Mesenterialgefäßen herstellt. Es ist erst am Ende der Metamorphose gut zu erkennen. Wir werden weiter unten nachweisen, daß es als Spaltraum zwischen der Splanchno-

*) Der Gefäßstrang zeigt in Fig. 78 eine Unterbrechung. Ich kann nicht sicher sagen, ob dies, was allerdings wahrscheinlich ist, auf Zerreißung oder auf anderen Umständen beruht. Sie war auch in der Schnittserie festzustellen.

pleura und der entodermalen Darmwandung entsteht, also zuerst gar nicht den Charakter eines Rohres besitzt. Damit hängt zusammen, daß es auch in älteren Stadien, wo die anderen Gefäße schon alle deutlich sind, wie in Fig. 83 und 91, noch nicht nachzuweisen ist. Man sieht an diesen Figuren die Wandung der beiden Mesenterialgefäße in den Überzug des Darmes übergehen. Dieser ist zwar auffällig dick (in Fig. 91 als *ig* bezeichnet), ein wirkliches, die beiden Ansätze der Mesenterialgefäße verbindendes Rohr aber ist nicht angelegt.

In Fig. 82 finden wir ein ähnliches Stadium schematisiert abgebildet, das ich etwas näher besprechen will, da auch die Ansätze der Mesenterialgefäße und ihre Lage zu den beiden Kammern des Mitteldarmes interessant sind. Es ist ein Stadium ungefähr vom Alter der Fig. 80. Das ventrale Mesenterialgefäß (*vmg*) nähert sich, vom Bauchmark herkommend, dem Darm und legt sich an die Rektalkammer an, an der sich der Nebendarm (*nd*) bereits entwickelt hat. Es läuft dann, ohne jedoch mit der Darmwand in Verbindung zu stehen*), dem Nebendarm entlang. Ungefähr an der Übergangsstelle des kugeligen Teiles der Ösophagealkammer in den verengten Teil (den »Hals«, *kr*) verschmilzt es mit dem dicken Mesodermüberzug und läßt sich dann als Gefäßrohr nicht weiter verfolgen, bis es an der Grenze des Ösophagus sich wiederum ablöst und als dorsales Mesenterialgefäß (*dmg*) nach der Rückenmediane zieht. Als Darmgefäß hat nur der Abschnitt am Hals der Ösophagealkammer zu gelten. Er ist, da man ihn (offenbar wegen seiner Sinusnatur) gegen die Splanchnopleura nicht abgrenzen kann, nur mit schwachen Umrissen in die Figur eingezeichnet. Daß das Gefäß dem Nebendarm eine Strecke entlang läuft, hat, wie wir schon auf S. 170 hervorgehoben haben, seine Ursache lediglich darin, daß es durch den Interbasalmuskel der Borstensäcke an die Darmwand herangezogen wird. Der das Gefäß kreuzende Muskelabschnitt ist in die Figur eingezeichnet (*ibm*). Daß die Anlagerung des Gefäßes auf ihn zurückzuführen ist, wird schon wahrscheinlich dadurch, daß es, sowie es den Muskelstrang passiert hat, sich vom Darm entfernt. Und in dem Präparat der Fig. 83, wo offenbar die Borsten und damit der Interbasalmuskel eine andere Lage hatten, legt sich das Gefäß dem Nebendarm überhaupt nicht an**). Es sind die typischen Ansatzverhältnisse der beiden Mesenterialgefäße im Bereich des Ösophagealkammerhalses (*k*) dort sehr gut zu sehen. Eine Verbindung der beiden durch ein Gefäßlumen mangelt aber auch noch hier.

Die Entstehung des Darmgefäßes.

Wir haben — und dies ist aus theoretischen Gründen wohl zu bemerken — in der Entstehung des Darmgefäßes einen Fall von Gefäßbildung als Schizocöl vor uns. Fig. 96, einem Tiere vom Typus der Fig. 5 zugehörig (also älter als die Larve der Fig. 82), liefert

*) Der Schnitt von Fig. 85a könnte an eine Verbindung glauben lassen. In anderen Schnitten dieses Bereiches trennt Gefäß und Nebendarm ein deutlicher Zwischenraum.

**) Die Kreuzung mit dem Interbasalmuskel liegt dicht unter der Basis der Borste und ist nicht zur Darstellung gebracht. Die Borste der anderen Seite ist weggelassen.

dafür einen einwandfreien Beweis. Es handelt sich um einen Schnitt durch den obersten am Kropf hinlaufenden Teil des Darmgefäßes*), wo dieses in das Mesenterialgefäß übergeht und sich damit vom Darm entfernt. Sein Lumen (×) ist ein völlig deutlicher Spaltraum zwischen dem Entoderm (*ent*) und der Splanchnopleura (*sppl*). Es liegt in ihm eine Zelle (*hz*), die ziemlich sicher als Blutkörperchen gedeutet werden kann, denn sie stimmt mit Blutzellen oder ähnlichen Gebilden in den Gefäßrohren selbst überein.

Der Übergang dieses Lumens in das Lumen des vom Darm abgehenden Mesenterialgefäßstückes ist völlig einwandfrei; der Charakter des Sinuslumens als Gefäßraum ist damit nachgewiesen. Auf dem Schnittbild konnte der Übergang allerdings, da er sich durch eine Anzahl Schnitte hinzieht, nicht zur Darstellung gebracht werden.

Für den Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes fand ich kein Stadium mit deutlichem Schizocöl. Trotzdem ist kaum ein Zweifel, daß auch hier gleiche Verhältnisse bestehen.

d) Über den Bau der Mesenterialgefäße.

Über den Bau der Wandung der Mesenterialgefäße sind noch einige Bemerkungen anzufügen. Ich habe besonders das ventrale Gefäß studiert, dessen freier Verlauf durch die Körperhöhle bedingt, daß man oft klare Schnitte findet. Dieselben sehen sehr verschieden aus: ich habe in Fig. 84, 85a und b und 86 vier Typen abgebildet. Alle drei Figuren sind aus verschiedenen Serien.

Den jüngsten Zustand stellt wohl Fig. 84 dar: das Gefäß ist ein Strang, hier im Längsschnitt getroffen und von ziemlich kompaktem Bau. Ein Lumen ist noch nicht da oder erst in Bildung begriffen. Ob man den mit × bezeichneten Raum als sich entwickelndes Lumen betrachten darf, möchte ich nicht entscheiden. Das Präparat ist dasjenige der Fig. 91.

In Fig. 85a ist das ventrale Mesenterialgefäß der Larve von Fig. 82 im Querschnitt gegeben. Der Schnitt geht durch das Gefäßstück, welches dem Nebendarm entlang läuft. Es sind in der Figur auch die benachbarten Darmteile gezeichnet. Das Gefäß ist hier locker gebaut, mit stark vakuoligen Zellen, aber noch ohne Lumen.

Fig. 85b ist ein Schnitt durch das gleiche Gefäß in der gleichen Larve. Er trifft es dicht oberhalb halb des durch die Verweisungslinie *nd* angegebenen Horizonts. Hier ist nun ein Lumen zustande gekommen, offenbar dadurch, daß die Hohlräume, die wir in Fig. 85b getrennt fanden, zusammengeflossen sind. Die Wandung des Gefäßes ist außerordentlich dünn. Es ist — contra Hatschek — wohl ausgeschlossen, daß die Gefäßwand hier zweischichtig sei.

Fig 86 endlich ist ebenfalls ein Gefäßschnitt mit Lumen. Doch ist hier die Wandung dicker. Sie besteht aber trotzdem, wie sich erkennen läßt, nur aus einer Zellschicht. Vielleicht geht der Zustand von Fig. 85b durch Kontraktion der Wandung in denjenigen von 86 über. Im Lumen finden wir nicht selten Zellen und Zellkerne. Ob es sich dabei um Blut-

*) Ich verwende der Kürze halber die Bezeichnung: Gefäß, obgleich es sich nicht um ein Gefäß im Sinne eines Rohres handelt.

körperchen handelt, ist fraglich: die typischen Blutkörperchen sind größer und plasmareicher. Es ist naturgemäß nicht gesagt, daß alle diese Etappen in der Entwicklung eines Gefäßes auftreten. Die Ausbildung hängt offenbar sehr vom Zustand der Larve ab. Es gehören aber auf alle Fälle, da sie aus demselben Tier stammen, Fig. 85a und b zusammen. Bei Hungertieren bleiben die Gefäße dünnwandiger. Ich verweise auf Fig. 101 (*vmg* und *dmg*). Man kann fertig metamorphosierte Tiere mit ganz dünnwandigen Gefäßen finden.

3. Die Kopflappengefäße.

Für die Entwicklung der Gefäße des Kopflappens ist *Echiurus* ein sehr günstiges Material und zwar deshalb, weil, wie sich gezeigt hat, diese Gefäße aus dem Mesenchym entstehen und dieses als Mesenchymmembran in der *Echiurus*-Larve leicht verfolgbar ist.

Wie schon in der topographischen Übersicht erwähnt wurde — siehe Textfig. VIIb u. c — ist der Kopflappen von drei Längsgefäßen durchzogen, von denen zwei an der Ventralfläche, den Rändern des Kopflappens entlang, und eines in der Mitte der Dorsalseite hinzieht. Am vorderen Rand treffen die seitlichen Gefäße zusammen und gehen in das dorsale*) über. Wir finden, von den schematischen Textfiguren abgesehen, die Kopflappengefäße in Fig. 79, 83 und 91 abgebildet, die nur insofern nicht ganz vollständig sind, als nicht immer beide seitlichen Gefäße (*skg*) eingezeichnet sind. Das dorsale Kopflappen-Gefäß (*dkg*) ist in allen Figuren angegeben. Ich brauche auf die Topographie kaum mehr näher einzugehen. Dagegen müssen wir ihre Herkunft ausführlicher besprechen.

a) Die seitlichen Kopflappengefäße.

Der Vorderrand des Mesoderms liegt, wie wir wissen, zwischen den ventralen Borsten und dem Mund und ist durch das Diaphragma gekennzeichnet. Das Mesoderm reicht also in die Episphäre überhaupt nicht hinein. Darnach wäre eine Bildung der Kopflappengefäße aus dem Mesoderm nur dann denkbar, wenn in den Larvenstadien der Gefäßentstehung oder vorher mesodermale Zellen in die Episphäre einwanderten und sich dort zu Gefäßwandungen zusammenfügten. Irgendwelche Beobachtungen in dieser Richtung konnte ich nicht machen.

Es ist allerdings — wenn man an Auswanderung von Mesodermzellen denkt — hervorzuheben, daß man in den Stadien, in denen die Gefäße angelegt werden, in der Kopf-

---

*) Zum dorsalen Kopflappen-Gefäß rechne ich hier auch das im erwachsenen Tier (vgl. S. 37) vom Diaphragma bis zur Wurzel des Kopflappens reichende Stück, das ich in der Anatomie des erwachsenen Tieres als dorsales Längsgefäß beschrieben habe. Der Gegensatz zwischen beiden Abschnitten tritt in der Entwicklung deutlich hervor, da das Mesenterialgefäß mesodermalen, das dorsale Längsgefäß aber im wesentlichen mesenchymatischen Ursprunges ist. Topographisch ist allerdings das dorsale Längsgefäß in den Larven schwer festzulegen. Es tritt deutlich erst mit der Verschiebung des Diaphragmas nach hinten (vgl. S. 181) hervor.

lappenhöhle oft freie Zellen findet*). Aber einerseits ist dies nicht immer der Fall, wo es zu erwarten wäre, andererseits ist ihre Anwesenheit leicht erklärlich, da das Mesenchym an manchen Stellen der Auflösung verfällt — ich erinnere an die den Commissuren entlang sich in den Kopflappen ziehenden Zipfel des adoralen Mesenchyms. Es braucht also die Anwesenheit freier Zellen im Kopflappenblastocöl nicht mit der Bildung der Gefäße in Beziehung zu stehen. Andere Argumente — die Entstehung des dorsalen Kopflappengefäßes und die histologische Ausbildung der ersten Anlagen der seitlichen Gefäße werde ich weiter unten heranziehen. Die Bilder, die uns über die Herkunft der Gefäße Aufschluß geben, sind im folgenden besprochen. Die Gefäßanlagen tragen einen verhältnismäßig wechselnden Habitus, was, wie oben bemerkt, wahrscheinlich vom Ernährungszustand der Tiere abhängt.

Das jüngste Stadium (Fig. 97) zeigt die Anlage eines seitlichen Kopflappengefäßes aus einer Larve zwischen Fig. 78 und 79, wo in der Episphäre auf keinen Fall eine mesodermale Auskleidung gebildet sein kann. Wir finden (Fig. 79) das Gefäß als eine Zellenbahn längs der Commissur verlaufen. Sie ist in Fig. 97 im Querschnitt zu sehen, der den Kopflappen etwa auf Drittelshöhe trifft (wo in Fig. 79 die Bezeichnung *skg* eingetragen ist). Wir sehen im Querschnitt die Commissur (*co*) als Zellen- und Faserkomplex innerhalb des Mesenchyms, das in diesem Stadium den zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran liegenden Raum ausfüllt. Die Gefäßanlage (*skg*) besteht aus einer Ansammlung von Zellen in der Mesenchymmembran selbst (*mym*) und zeigt durch die ganze Episphäre das gleiche Bild. Es besteht darnach das Gefäß auf diesem Stadium erst aus einer Bahn dicht gelagerter Zellen und besitzt noch kein Lumen. Daß es sich aber wirklich um die Gefäßanlage handelt, wird sowohl durch die Lage an der Commissur — charakteristisch an ihrer Außenseite — wie auch dadurch bewiesen, daß es sich nicht um eine lokale Zellenansammlung, sondern um eine ganze Längsbahn durch alle Schnitte der Episphäre handelt. Auf der anderen Seite liegt genau symmetrisch neben der anderen Commissur eine gleiche Anlage.

Aus dieser Zellenbahn wird in der weiteren Entwicklung eine Längsfalte. Es ist in Fig. 100 ein Schnitt durch den Gefäßbogen an der Spitze des Kopflappens der Larve von Fig. 91 abgebildet, der diesen Faltungsprozeß sehr deutlich beweist. Das Ektoderm und der größte Teil des Mesenchyms sind weggelassen, und lediglich die Mesenchymmembran (*mym*) mit der Falte selbst und der allernächste Teil des Mesenchyms ist gezeichnet. Aus dem Bild ergibt sich, was schon nach Fig. 97 zu erwarten war und als wesentlich hervorzuheben ist, daß der Hohlraum, der innerhalb der Falte bei weiterem Vorschreiten des Prozesses abgegrenzt wird, als Abkömmling des mesenchymatischen Raumes oder Gewebes (Fig. 97 und 100, *my*) angesehen werden muß. Er gehört nicht zum Lumen des Kopflappens, ist also, da dieses als Blastocöl zu betrachten ist, kein Blastocölderivat (vgl. S. 224).

---

*) Darauf bezieht sich möglicherweise die Angabe HATSCHEKs, es werde »die Leibeshöhle der präoralen Kopfregion . . . immer dichter von verästelten Zellen durchsetzt« (1880, S. 24). Vielleicht hat jedoch HATSCHEK das heranwachsende Mesenchym dafür angesehen.

Wir haben oben die Frage aufgeworfen, ob nicht vielleicht die Gefäßanlagen aus dem Mesoderm abzuleiten sind, indem die sie bildenden Zellen als mesodermale Wanderzellen zu deuten wären. Die beiden Bilder 97 und 100 (und noch deutlicher andere Schnitte der beiden Serien) liefern zu den oben gegen diese Möglichkeit angeführten Argumenten ein weiteres. Sie zeigen, daß die Zellen der Gefäßanlage der Mesenchymmembran nicht von außen anliegen, wie es bei Wanderzellen zu erwarten wäre, sondern daß sie der Membran selbst angehören*). Ferner lassen die Schnittserien, denen die beiden Bilder entnommen sind, feststellen, daß das Stadium der Gefäßanlage ebensoweit entwickelt ist, gleichgültig, ob wir einen Schnitt nahe der Basis oder nahe der Spitze des Kopflappens untersuchen. Dies beweist, daß die Gefäßanlagen nicht etwa vom Mesodermrand aus als mesodermale Bildung in den Kopflappen vorwachsen können. Damit bleibt nur die eine von uns vertretene Annahme übrig, daß sie in situ aus dem Mesenchym entstehen.

Ein weiteres Stadium zeigt uns Fig. 98, ebenfalls ein Schnittbild durch ein seitliches Gefäß etwa im hinteren Drittel des Kopflappens einer Larve ähnlich der in Fig. 80 abgebildeten. Die Abfaltung des Gefäßes ist so weit vollzogen, daß das Gefäßlumen vom Mesenchym abgegrenzt ist. Es läßt sich aber der Übergang der Mesenchymmembran (*mym*) in die Gefäßwand, die auch sicher einschichtig ist, immer noch erkennen. Von der Commissur (*co*) ist der dem Gefäß am nächsten liegende Teil noch in das Bild aufgenommen.

In Fig. 102 endlich ist ein Schnitt durch die Rüsselwurzel abgebildet. Er gehört in die Serie der Fig. 90 und liegt unmittelbar rostral vor dem dort gezeichneten Anschnitt. Das Bild umfaßt die im Zusammenhang mit dem Diaphragma (S. 173 und 175) besprochene Lakune des Mesenchymraumes (*myr*), in dem die Commissur und das seitliche Kopflappengefäß verläuft. Man wird sich in Fig. 102 an Hand der Figurenerklärung und der an den zitierten Stellen gegebenen Beschreibung von Fig. 90 genügend zurechtfinden. Uns interessiert hier nur das Gefäß (*skg*) und seine nächste Umgebung. Es besitzt ein sehr deutliches Lumen. Seine Wandung geht in das Mesenchym (*my*) über, das an den Hohlraum (*myr*) angrenzt. Es kann sich also auch hier das Gefäß nur aus mesenchymatischem Material entwickelt haben.

Zusammengefaßt können wir das Resultat wie folgt formulieren:

Die seitlichen Kopflappengefäße entstehen durch Faltung an der Mesenchymmembran; sie werden ausschließlich aus mesenchymatischem Zellmaterial gebildet. Ihr Lumen ist aus dem zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran gelegenen, allerdings in diesen Stadien von Mesenchymzellen schon stark durchsetzten Raum, dem Mesenchymraum (oder Mesenchymgewebe) abzuleiten.

---

*) In Fig. 97 hat sich rechts von der Gefäßanlage die Mesenchymmembran vom Mesenchymgewebe abgehoben. Wir können dies hie und da beobachten. Es beruht offenbar auf einer ungleichmäßigen Kontraktion des Präparates. Keinesfalls ist die abgehobene Haut als Mesoderm zu deuten, denn, wo sie vorhanden ist, fehlt unter ihr die Mesenchymmembran. Darnach kann sie selbst nichts anderes als die Mesenchymmembran sein.

b) Das dorsale (mittlere) Kopflappengefäß.

Über die Entwicklung des dorsalen Kopflappengefäßes gibt Fig. 99 Aufschluß. Sie setzt etwas später als die Bildung der seitlichen Gefäße ein. Auch hier entsteht zuerst ein Zellstreifen deutlich in der Mesenchymmembran, der sich von Fig. 97 nur durch flachere Ausbreitung unterscheidet. Dann bildet sich in diesem Streifen — und dies zeigt uns die Fig. 99 — ein Lumen aus. Zum Unterschied gegenüber den seitlichen Gefäßen aber wird hier keine in das Blastocöl (die Kopflappenhöhle) hängende Falte, sondern höchstens eine Vorbuchtung gebildet. Infolgedessen ist hier das Mesenchymgewebe selbst in hohem Maße an der Abgrenzung des Gefäßlumens beteiligt, oder mit anderen Worten: es existiert gegen das Mesenchym gar keine differenzierte Wand. Das Gefäßlumen bildet nichts anderes als eine Lakune im Mesenchym. Wenn man bei den seitlichen Kopflappengefäßen eine mesodermale Herkunft noch hätte für möglich halten wollen, so ist dies jedenfalls für das dorsale Gefäß nicht aufrecht zu halten. Fig. 99 zeigt völlig klar die Teilnahme des Mesenchyms an der Bildung der Gefäßwand.

Wir haben in dem Kapitel über die Metamorphose der Episphäre zum Kopflappen die besondere Rolle hervorgehoben, welche das Mesenchym dabei spielt. Es nimmt nach der dort gegebenen Schilderung an Masse zu und verdrängt allmählich das Blastocöl bis auf zwei Kanäle, die den Commissuren entlang gehen. In ihnen verlaufen, wie wir darlegten, und wie jetzt ohne weiteres verständlich ist, auch die seitlichen Kopflappengefäße, während das dorsale Gefäß, wie wir eben gesehen haben, stärker im Mesenchym eingebettet liegt. Diese Verdrängung des Blastocöls ist in den verschiedenen Stadien der Gefäßbildung verschieden weit gediehen. In Fig. 97, 99, 102 und 98 ist das Mesenchym, wie man an den Bildern selbst sehen kann, noch wenig mächtig. Das Blastocöl ist dementsprechend groß, wie es in Fig. 90, zu deren Serie Fig. 102 gehört, der Fall ist. In der Larve der Fig. 100, die mit Fig. 91 in die nämliche Serie gehört, hat bereits eine Vermehrung des Mesenchyms stattgefunden, und das Blastocöl hat sich entsprechend verkleinert. — In den Präparaten der Fig. 93a und b und 101 endlich ist das Blastocöl verdrängt. Fig. 93b gibt eines der seitlichen Gefäße im Längsschnitt, Fig. 101 dasselbe im Querschnitt. Beide Figuren gehören dem in Fig. 103 vollständig gezeichneten Kopflappen des jungen Wurmes von Fig. 4 an. Wir haben schon auf S. 157 u. a. O. darauf hingewiesen, daß es sich bei diesem Objekt um ein Hungertier handeln dürfte, und damit darf man meines Erachtens in Zusammenhang bringen, daß die seitlichen Kopflappengefäße sehr dünnhäutig ausgebildet sind. Im übrigen stimmt der Bildungsmodus mit dem an Hand der Figuren jüngerer Stadien Gesagten durchaus überein. Zu dem Längsschnitt (Fig. 93b) brauche ich kaum mehr viel zu sagen, da seine Topographie auf S. 155 bereits erläutert wurde. Das Blutgefäß (*skg*) liegt als dünnhäutiges Rohr in der Blastocöl-Lakune (*blc*). In seinem Lumen ist eine Blutzelle (*bz*) zu sehen. Mit dem Mesenchymgewebe ist das Rohr durch einzelne Stränge verbunden. Besonders instruktiv ist der durch das

gleiche Gefäß gelegte Querschnitt. Dieser geht (siehe Fig. 103) durch die Basis des Kopflappens, und zwar durch den hinter der Mundöffnung liegenden ventralen Teil, den wir als Unterlippe bezeichneten. Obschon es ein Querschnitt ist, stammt er doch aus dieser Längsserie, weil das Gefäß in der Unterlippe quer umbiegt, um sich mit seinem Partner vom anderen Kopflappenrande zu vereinigen. Das Gefäßrohr (*skg*) ist wiederum in der Lakune (*blc*) deutlich zu sehen. Man kann seinen Ursprung als eine von der Mesenchymmembran aus gebildet Falte noch gut erkennen, denn seine Wände gehen (bei ×) in die das Blastocöl umgrenzende Mesenchymwand ohne Unterbrechung über. Zu einer völligen Verschmelzung der Faltenränder am Mesenchym ist es, was vielleicht mit dem kümmerlichen Zustand des Tieres zusammenhängt, nicht gekommen. — In Fig. 93a schließlich ist der Längsschnitt durch das dorsale Kopflappengefäß abgebildet. Hier fehlt das Blastocöl; es ist verdrängt. Das Gefäß selbst besitzt gegen das Mesenchym nur eine dünne, besonders nach dem Rüsselinneren (im Bilde rechts) hin, ziemlich kernarme Haut. Dieser Zustand läßt sich leicht an denjenigen der Fig. 99 anschließen. Wie wir gesehen haben, war das Gefäß auch dort nur eine Lakune im Mesenchym und ist auch jetzt nichts anderes.

Wir haben bisher noch nicht berücksichtigt, wie die Kopflappengefäße mit den Rumpfgefäßen in Verbindung treten. Die seitlichen Kopflappengefäße folgen am metamorphosierten Tier den Nervencommissuren und schließen an das ventrale Längsgefäß an. Das dorsale Kopflappen-Gefäß setzt sich längs der dorsalen Medianlinie bis in den Rumpf hinein und an das Diaphragma fort und verbindet sich dort mit dem Mesenterialgefäß. Leider ist das Zustandekommen dieser Verbindungen wenigstens bei den seitlichen Gefäßen schwer zu verfolgen, weil sie in der Wurzel des Kopflappens liegen, und diese an den ältesten Stadien im Leben wegen der Pigmentierung und des kompakten Baues, am konservierten Objekt aber wegen der stets eintretenden Kontraktion schwer zu untersuchen ist. Bei den jüngeren Metamorphosestadien jedoch, wo diese Schwierigkeiten nicht vorhanden sind, sind die Gefäße erst wenig weit entwickelt und deshalb schwer zu verfolgen. Man ist auf das Studium von Schnittserien augewiesen, und dafür braucht es zahlreiches, mir nicht zur Verfügung stehendes Material*). Die Verfolgung der Querschnittserie, der die Fig. 90 und 102 angehören, führte zu keinem Resultat. Die Kontraktion und Komplikation der Mundgegend machte eine sichere Feststellung des Gefäßverlaufes unmöglich. Etwas günstiger sind die Sagittalserien, insbesondere bei den Stadien von Fig. 80 u. ä.

In Fig. 91 ist ein solches Sagittalbild, in Fig. 103 dasjenige des fertig verwandelten kleinen *Echiurus* gezeichnet. Wir haben beide Bilder schon öfter herangezogen und haben uns hier nur noch mit dem zu befassen, was sie über die Verbindung der Kopflappengefäße mit den Rumpfgefäßen aussagen. Beide Figuren sind, was wir in Erinnerung bringen wollen, Kombinationen einer größeren Zahl von Sagittalschnitten.

---

*) Fig. 83 zeigt allerdings die Gefäßverbindungen alle recht deutlich. Der Nachweis, daß es sich bei den gezeichneten Strängen sicher um Gefäße handelt, ist jedoch am Totalpräparat nur schwer zu erbringen.

Fig. 91: das Blutgefäßsystem ist hier, wie in allen Körperabschnitten, auch in der Übergangszone zum Rumpf fast oder ganz kontinuierlich. Wenn auch die Gefäße noch nicht durchwegs Lumina besitzen dürften, so sind sie doch fast überall deutliche Stränge. Das seitliche Kopflappengefäß (*skg*), das in der Figur zur Einzeichnung gekommen ist, läßt sich bis in die Nähe des Mundes leicht verfolgen. Dann aber, unterhalb des Pharynx (*ph*) wird es außerordentlich dünn und erst weiter gegen das Bauchgefäß (*vg*) hin wieder deutlicher*). An dieser dünnen Stelle ist der Strang, was aus der Kernzahl in jedem Schnitt hervorgeht, auf eine kurze Strecke nur aus so wenigen Zellen zusammengesetzt, daß sich seine Kontinuität nicht einwandfrei durchverfolgen läßt. Möglicherweise ist hier noch eine Kommunikation der Gefäßlumina mit dem Blastocöl vorhanden, eine Kommunikation, nach der schon Spengel (1880) gesucht hat, weil er wahrnahm, daß Blutzellen nicht nur in den Gefäßräumen, sondern auch in der Körperhöhle zu finden sind. Doch ist wohl ebensogut möglich, daß eine solche Verdünnng, gerade weil der Strang an dieser Stelle sein Lumen verliert, nicht zu einer Kommunikation mit dem Blastocöl führen kann.

Unterhalb des Pharynx findet die Vereinigung der beiden seitlichen Kopflappengefäße statt. Sie kommt in Fig. 91, wo nur das eine Gefäß abgebildet ist, naturgemäß nicht zur Darstellung. Dagegen ließ sie sich in der Schnittserie der Fig. 90 verfolgen. Sie ist dort, da sie unter dem Pharynx liegt, in schwachem Ton gezeichnet (*skg*)**).

Den Übergang des dorsalen Kopflappengefäßes in das Mesenterialgefäß zeigt uns die Fig. 91 auf der rechten Seite. Er ist kontinuierlich und leicht nachweisbar. Das Kopflappengefäß läuft seinem Charakter als Lakune gemäß im Mesenchym und enthält gerade in der Übergangszone an der Basis des Kopflappens in seinem Lumen zahlreiche Zellen, die sich allem Anschein nach zu Blutzellen differenzieren.

In dem fertig verwandelten Tier, dem in Fig. 4 und 103 abgebildeten jungen Wurm, und ebenso in ähnlichen Individuen vom Typus der Fig. 5 und 5a, ist der Übergang der Gefäße durch die Wurzel des Kopflappens nur schwer zu ermitteln. Man vergleiche Fig. 103. Die Gefäßlumina sind, da die Wandungen so dünn sind, und auch sonst in diesem Körperabschnitt viel mesenchymatisches Zellmaterial vorhanden ist, nur unsicher zu verfolgen. Man kann ziemlich sicher die beiden seitlichen Gefäße (*skg*) bis in die Unterlippe verfolgen und kann auch feststellen, daß sie sich in dieser Zone (dem Perimetastomium) vereinigen. Der Übergang in das ventrale Gefäß des Körpers *vg* aber ist im Bereich der kontrahierten Kopflappenbasis schwer nachzuweisen. Das Gefäß ist kollabiert, sein Lumen ist daher äußerst

*) Es hängt, was hier nicht gezeichnet wurde, ähnlich wie in Fig. 102, auch im Bereich des adoralen Mesenchymkomplexes mit dem Mesenchym, d. h. mit der Wandung zusammen, welche die durch den Diaphragmazipfel verlaufende Lakune begrenzt. Um die Lakune klarer hervortreten zu lassen, wurde diese Verbindung nicht eingezeichnet.

**) In diesem Zusammenhang sei auch auf Textfig. VI (S. 152) verwiesen, wo die Ansätze der späteren seitlichen Kopflappengefäße (*skg*) — diese selbst werden nach dem bisher Gesagten erst später entwickelt — gebildet sind. Sie laufen, was sich aus der Verfolgung von Schnittserien in gleichen Stadien ersehen läßt, in der Mesenchymmembran aus. Daß es sich um Gefäßanlagen handelt, geht aus ihrem Zusammenhang mit dem Mesenterialgefäß und aus ihrer symmetrischen Lage an den beiden Wurzeln des Schlundrings hervor.

unbedeutend und vom Blastocöl (*blc*) schwer zu trennen. Das dorsale Kopflappengefäß (*dkg*) ist deutlicher. Man kann seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Mesenterialgefäß (*dmg*) ziemlich gut, immerhin aber nicht ganz sicher wahrnehmen*). In allen drei Gefäßen ist auch im Bereich der Kopflappenwurzel die Einschichtigkeit der Wandung sicher festzustellen. Sie sind nie mehr als ganz dünnhäutige Rohre. Dies weist noch einmal darauf hin, daß es sich um Mesenchymgebilde ohne Beteiligung des Mesoderms handelt, obgleich hier die vordere Grenze des Mesoderms nicht mehr weit entfernt ist, und dementsprechend ein Vordringen desselben in das Perimetastomium denkbar wäre.

Diesen Befunden seien einige allgemeine Bemerkungen beigefügt. Diese Beziehungen der Kopflappengefäße zu den Rumpfgefäßen und insbesondere der Zusammenhang ihrer Lumina bietet — man kann sagen theoretisch — keine besonderen Schwierigkeiten. Wir haben gefunden, daß das Lumen des ventralen Rumpfgefäßes wahrscheinlich aus dem zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran gelegenen Mesenchymraum bzw. Mesenchymgewebe abzuleiten ist und wir haben das gleiche mit Sicherheit für die ventralen Kopflappengefäße nachgewiesen. Die Lumina der drei Gefäße können sich also ohne weiteres vereinigen. Ein weniger klares Verhältnis gilt für die Beziehung des dorsalen Kopflappengefäßes zum dorsalen Mesenterialgefäß. Daß der Hohlraum des ersteren dem Mesenchym angehört — in Form einer Lakune —, kann nicht bestritten werden. Das Lumen des dorsalen Mesenterialgefäßes aber ist höchstwahrscheinlich aus dem Blastocöl abzuleiten und damit entsteht eine Diskrepanz, denn die Lumina der beiden Gefäße gehören damit verschiedenen, durch die Mesenchymmembran getrennten Bereichen an. Es muß also der Gefäßübergang die Mesenchymmembran durchsetzen. Allerdings ist darauf wohl kaum ein großes Gewicht zu legen, um so weniger, als wir wissen, daß die Mesenterialgefäße zuerst als kompakte Stränge angelegt werden, deren Lumen erst nachträglich entsteht und damit nachträglich ohne Zweifel zu beliebigen Hohlräumen in Verbindung treten kann. Es gilt dies nicht nur für das dorsale, sondern auch für das ventrale Mesenterialgefäß und seinen Übergang in das Bauchgefäß.

Über die Herkunft der Blutzellen werde ich im zweiten Bande eine Anzahl Beobachtungen veröffentlichen.

4. Vergleich mit der Organisation des erwachsenen *Echiurus*.

Mit unseren Beobachtungen müssen wir in erster Linie die Organisation des Gefäßsystems im erwachsenen Neapler *Echiurus*, und in zweiter Linie die Angaben Spengels über das Blutgefäßsystem des erwachsenen *Echiurus echiurus* vergleichen. Beide Spezies sind im erwachsenen Zustand identisch bis auf den Verlauf des Darmgefäßes und die Ausbildung des ventralen Mesenterialgefäßes, so daß wir mit einer Vergleichung bald am Ziele sind. Die entwicklungs-

*) Das Verbindungsstück ist mit dem bei der Organisation des erwachsenen Tieres (S. 37) beschriebenen Dorsalgefäß identisch und in der Fig. 103 entsprechend mit *dg* bezeichnet.

geschichtlichen Ergebnisse ermöglichen aber gleichzeitig ein besseres Verständnis für die Besonderheiten der Organisation im erwachsenen Zustand.

Es sind, wie aus unserer Beschreibung hervorgeht, in der alten sich verwandelnden Larve bereits alle Gefäße entwickelt, sie entsprechen in den ältesten Individuen auch in ihren Dimensionen der Neapler Spezies und der Spengelschen Textfig. 2 (1880, S. 509), die sich auf den *E. echiurus* bezieht.

Über das ventrale Längsgefäß ist nichts zu berichten. Die beiden erwachsenen *Echiuri* stimmen mit der Larve vollkommen überein. Das gleiche ist zu sagen für die Gefäße des Kopflappens. Es hat aber ihr Studium interessante Aufschlüsse gebracht, indem sich zeigte, daß sie ihrem Ursprung nach den Körpergefäßen nicht gleich zu setzen sind. Sie gehören ganz in den larvalen Bereich.

Spengel hat versucht (1880, S. 509), das Blutgefäßsystem des *Echiurus* »auf die einfachste Gestalt zurückzuführen, in welcher die Kreislaufsorgane der Anneliden auftreten«. »Was die *Echiuren* vor allen *Anneliden* auszeichnet«, berichtet er, »ist die mächtige Längenentwicklung des Kopflappens. Infolge dieser wird nicht nur der Schlundring . . . . ausgedehnt, sondern auch das Vorderende des dorsalen Gefäßes, das bei *Anneliden* . . . . fast senkrecht über demjenigen des Bauchgefäßes liegt, wird weit nach vorn gezogen und ihm folgt die Gefäßschlinge, welche die beiden Gefäße verbindet: wir erkennen leicht das Homologon derselben in den Randgefäßen des Kopflappens«.

Spengel denkt dabei offenbar an Gefäßschlingen in segmentaler Anordnung. Mir scheint dies daraus hervorzugehen, daß er die Neurointestinal-Anastomose, die mit unserem ventralen Mesenterialgefäß identisch ist, einer zweiten Gefäßschlinge homolog setzt. Eine solche Parallele muß jedoch auf unsere Beobachtungen über die Gefäßentstehung hin fallen gelassen werden. Sie wird durch die Verschiedenheit der Rolle, welche Mesenchym und Mesoderm bei der Entstehung der genannten Gefäße spielen, unhaltbar. Der Spengelschen Auffassung widerspricht, soviel ich sehe, weiter auch die Natur des dorsalen Kopflappen-Gefäßes. Dieses müßte nach seiner Betrachtung als dorsaler Hauptlängsstamm des Tieres dem ventralen verglichen werden. Seiner ganzen Entstehung nach ist dies unmöglich, denn wir wissen, daß es dem ventralen Längsgefäß nicht gleichwertig ist, daß es als Lakune entsteht und niemals einen peritonealen Überzug wie das ventrale Gefäß besitzt.

Für die Mesenterialgefäße muß ich etwas weiter ausholen. Das ventrale dieser Gefäße, zusammen mit dem Darmgefäß (meiner Nomenklatur), heißt bei Spengel (ib.) »Neurointestinal-Anastomose«, das dorsale deckt sich mit dem größeren Teil des Spengelschen »Darmgefäßes«. Ich habe neue Namen eingeführt und beide zum Darm tretenden Gefäße als Mesenterialgefäße zusammengefaßt, um dadurch die gleiche Entstehungsweise anzudeuten, welche oben beschrieben wurde. Das Spengelsche Darmgefäß, welches nach dem Befund am erwachsenen Tier nichts zu sein scheint als der »innerhalb der Rumpfhöhle« liegende Teil des dorsalen Kopflappengefäßes, entsteht, wie wir sahen, am Vorderrand des dorsalen Mesenteriums. Es steht dadurch im Gegensatz zu dem rein mesenchymatischen Kopflappengefäß und mußte von ihm durch einen be-

sonderen Namen unterschieden werden. Andererseits mußte auch das im Bereich des Darmes selbst liegende Gefäß, unser Darmgefäß, infolge seiner Sinus-Natur von den Mesenterialgefäßen durch einen besonderen Namen unterschieden werden.

Im erwachsenen *E. echiurus* bildet die Neurointestinal-Anastomose zwei Ringe, den einen, indem sie sich an der Stelle, wo sie die Verbindungsmuskeln der Borsten (Interbasalmuskel) kreuzt, in zwei Arme teilt und dieses Muskelbündel umgreift. Dieser Ring wird von Spengel als »Muskelring« bezeichnet. Einen zweiten Ring, den »Darmring«, der unserem Darmgefäß entspricht, bildet sie um den Darm herum. »Wird — bemerkt Spengel (1880, S. 509) — wie es nicht selten der Fall ist, der Muskelring sehr weit, so bleiben nur zwei ganz kurze unpaare Gefäßabschnitte übrig«; fast die ganze Anastomose besteht dann aus zwei parallelen Strängen. Dies ist auch der Grund, weshalb Spengel die Anastomose als Gefäßschlinge interpretiert, wie sie bei Anneliden den großen ventralen und den dorsalen Längsstamm verbinden. Die Entwicklung unserer Larve zeigte, daß diese Interpretation für die Neurointestinal-Anastomose unrichtig ist. Seinen Charakter als Schlinge erhält es nur sekundär und auch nur bei *E. echiurus*. Bei *E. abyssalis* bleibt das Gefäß einfach, wie es der Entstehung aus dem Mesenterium entspricht. Die bei *E. echiurus* beobachtete Bildung des Muskelrings ist auf die sekundäre Wirkung des Interbasalmuskels, mit dem das Gefäß verwachsen ist, zurückzuführen (vgl. S. 153). Der »Darmring« des *E. echiurus* aber ist dem Perivisceralsinus bei *E. abyssalis* homolog.

Einige Bemerkungen müssen wir noch über den Bau der Gefäße machen, wobei uns naturgemäß bei der Vergleichung von Larve und erwachsenem Tier der Neapler *E. abyssalis* maßgebend sein muß, dessen Gefäße im Bau von denjenigen des *E. echiurus* nach Spengel und Rietsch nicht unwesentlich abweicht. Es ist allerdings von vornherein auf den nur mittelmäßigen Erhaltungszustand unseres erwachsenen *Echiurus* hinzuweisen, wodurch unsere Erörterungen beeinträchtigt werden. Die Beobachtungen am erwachsenen Tier haben mehrfach gezeigt, daß die Lumina der Gefäße von dem zwischen dem Mesodermüberzug und dem Ektoderm liegenden Bindegewebe oft nur unvollkommen abgetrennt sind. Man vgl. Fig. 15, 21, 22 und 24. Da man dieses Bindegewebe wohl dem uns aus der Entwicklung bekannten Mesenchym homolog setzen darf, läßt sich daraus folgern, daß die Gefäßlumina oft direkt an das Mesenchym angrenzen. Genau dasselbe haben uns die Entwicklungsstadien gezeigt. Ich erinnere speziell für das Bauchgefäß an die Besprechung der Fig. 94 und 95 auf S. 187. Fig. 94 stimmt mit den Bildern der Gefäße des erwachsenen Tieres vortrefflich überein.

Weiter ist über den Bau der Gefäße folgendes zu sagen. Soweit unsere Feststellungen reichen, ist der vorderste, vor dem Diaphragma gelegene Teil des ventralen Längsgefäßes im erwachsenen *E. abyssalis* einschichtig (siehe Fig. 15). Mit den Beobachtungen an den ältesten Verwandlungsstadien stimmt dies überein. Was das Bauchgefäß hinter dem des Diaphragma und die Mesenterialgefäße anbetrifft, so sind hierfür die Beobachtungen über den Gefäßbau unsicher. Ob die Wandung des Gefäßes von Fig. 24 (Ansatz des ventralen Mesenterialgefäßes am Bauchgefäß) mehr als einschichtig oder nur einschichtig ist, läßt sich schwer entscheiden.

Wir haben dafür in den Larvenstadien wenigstens eine gewisse Parallele, da hier am Bauchgefäß zwei Zellmaterialien beteiligt sind, Mesoderm und Mesenchym. Es kämen möglicherweise die unregelmäßigen Zellen im Innern oder an den Wänden auf Rechnung des Mesenchyms.

Nach dem Gesagten ergeben sich — wenn man den Vorbehalt einer mittelmäßigen Konservierung unseres erwachsenen *Echiurus*-Exemplars beifügt — ziemlich enge Parallelen zwischen dem erwachsenen und dem Metamorphose-Zustand. Für *E. echiurus* gelten allerdings diese Parallelen nicht. Schon nach der Spengelschen Beschreibung (1880, S. 510 u. a.), wie auch auf Grund eigener Beobachtungen, ist hervorzuheben, daß diese Spezies wie in manchen anderen Organen auch im Bau der Gefäßwandung von *E. abyssalis* abweicht. Die Wände sind komplizierter, viel zellenreicher und bedeutend schwerer zu analysieren. Wie und auf Kosten welchen Zellmaterials diese Komplikationen zustande kommen, können wir, da die Entwicklungsgeschichte des *E. echiurus* unbekannt ist, nicht sagen.

H. Die Analblasen und die Nephridien.

Die Analblasen werden von der Metamorphose nicht berührt. Ich habe ihre Entwicklung schon im letzten Abschnitt (S. 134) beschrieben und brauche deshalb auf sie hier nicht weiter einzugehen. Die Zunahme der Größe läßt sich auch schon an mehreren meiner Bilder erkennen. Ich verweise auf Fig. 73, 77—79, 83 und Fig. 5. Daß ihre Mündung nach außen innerhalb des Analfeldes liegt, wird nach und nach verwischt infolge der Reduktion dieses Feldes.

Die Differenz gegenüber dem erwachsenen Tier beruht nunmehr auf der Größe der Blase und der Zahl der Trichter. Während der Metamorphose aber werden deren keine weiteren angelegt.

Von den Nephridien, deren sich zwei Paare als Uteri in unserem erwachsenen Tier finden, ist an den Verwandlungsstadien und dem verwandelten jungen Tier noch keine Anlage nachzuweisen. Es stimmt das mit meinen Beobachtungen (1912) an *Bonellia* überein.

V. Betrachtungen über die Metamorphose. Zusammenfassung der Resultate.

In diesem Kapitel sollen die Beziehungen theoretisch besprochen werden, die zwischen der Larve und dem sich aus ihr entwickelnden Wurme bestehen. Es ist zu bemerken, daß ich hierbei mich auf den speziellen Fall des *Echiurus* beschränken werde und mir eine weitere Vergleichung mit der Entwicklung der Anneliden für den zweiten Band der Monographie aufspare, wo wir dann auch die über die *Bonellia*-Entwicklung gesammelten Beobachtungen verwerten können.

Ich rekapituliere noch einmal die Tatsachen, von denen unsere Betrachtung ausgeht, und gebe eine Übersicht über die Herkunft der Organe des fertig verwandelten Tieres.

A. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Metamorphose.

1. Allgemein-Morphologisches.

Die Larve besteht aus Episphäre, Hyposphäre und der zwischen beiden gelegenen adoralen Wimperzone. Episphäre und Wimperzone, sowie der vorderste vor der Diaphragmamembran liegende Gürtel der Hyposphäre werden zum Kopflappen des Wurmes. Wir bezeichnen dabei mit Racovitza (1896) und Eisig (1898) diesen ganzen Abschnitt als Prosoma. Er setzt sich aus den Teilen Prostomium (= Episphäre) und Perimetastomium (= adorale Wimperzone + vorderster Teil der Hyposphäre) zusammen. Der hintere, weitaus größere Abschnitt der Hyposphäre wird zum Rumpf. Wir bezeichnen ihn als Soma. Endlich liegt hinter dem Soma, das Körperende bildend, der Analabschnitt, den wir, wenn wir der Anneliden-Nomenklatur folgen, als Pygidium bezeichnen können.

Außerdem können wir die Körperabschnitte nach dem Gesichtspunkt ihres Aufbaues gruppieren und zwar darnach, ob an ihnen das sekundäre Mesoderm der Mesodermstreifen, also das Entomesoderm, beteiligt ist oder nicht. Die Abschnitte ohne Mesoderm können wir sodann als larval im eigentlichen Sinn, die mesodermalen Abschnitte aber als imaginal bezeichnen.

Darnach ist larval:

Das Prosoma. Es bildet den Kopflappen des Wurmes (inkl. der Mundregion und den Mundlippen) und setzt sich zusammen aus Ektoderm und primärem Mesenchym. Das Prosoma enthält: das Cerebralganglion und die Commissuren (alle drei bilden einen gleichmäßigen Nervenbogen), den vordersten Teil des Bauchmarks, die Kopflappengefäße, den vordersten Teil des ventralen Längsgefäßes, eine in lockeres Gewebe gebettete Längsmuskulatur, ferner Ringmuskeln und eine Epidermis mit zahlreichen Drüsen. Die Hohlräume des Kopflappens gehören zum Blastocöl.

Dagegen ist imaginal:

Das Soma*). Es bildet den Rumpf des Wurmes (ohne Analabschnitt) und setzt sich zusammen aus Ektoderm, primärem Mesenchym und sekundärem Mesoderm. Zum Soma gehören: der Hauptteil des Bauchmarks mit den Seitennerven, der Hauptteil des ventralen Längsgefäßes, das Darmgefäß, eine äußere Ringmuskulatur, eine mittlere Längsmuskulatur und eine innere Schrägmuskulatur; ferner ventrale und anale Borsten, außerdem die Analblasen oder Teile derselben; ferner ein von der Somatopleura und Splanchnopleura begrenztes, nach vorn offenes Cölom; endlich eine Epidermis mit Drüsen und nervösen Organen. Die Mesenterialgefäße liegen auf der Grenze von Soma und Prosoma. Die Nephridien gehören zum Soma, sind aber, wie erwähnt, im frisch verwandelten Tier noch nicht angelegt.

*) Den Darmtraktus, der sich auch der aufgestellten Einteilung einordnen läßt, lasse ich dabei außer Acht. Wir werden ihn weiter unten besprechen.

Endlich ist wiederum larval:

Das Pygidium. Es setzt sich zusammen aus Ektoderm und Mesenchym und bildet den hintersten sich während der Metamorphose allmählich reduzierenden Abschnitt des Rumpfes. Ihm gehören vielleicht Teile der Analblasen an.

2. Genese der einzelnen Organe.

a) Die Epidermis des Kopflappens entsteht unter mäßiger Umbildung aus dem Ektoderm der Larve. Diejenige des Wurmrumpfes entsteht aus dem larvalen Ektoderm durch stärkere Umdifferenzierung. Im Bereich der Rumpfanlage bilden sich in Ringen angeordnete ektodermale Papillen aus, die nach dem Gesagten nur dem Wurmektoderm zugehören.

b) Das Nervensystem.

α) Das Cerebralganglion und die Commissuren werden in den jüngsten Larvenstadien vom Ektoderm aus entwickelt. Sie gehen ohne wesentliche Abänderung in das fertige Tier über und bilden dort den an der Stirnfläche des Kopflappens entlang ziehenden Teil des Schlundringes.

β) Das Bauchmark und die Seitennerven: Das Bauchmark entwickelt sich als paariger medianer Strang mit großen Ganglienzellen-Gruppen vom larvalen Ektoderm aus, vom vordersten Abschnitt abgesehen aber nur in derjenigen Zone der Hyposphäre, welche vom Mesoderm ausgekleidet wird. Für die Seitennerven gilt das gleiche; sie schließen seitwärts an die Bauchmarkstränge an.

c) Die Borsten.

Die ventralen und analen Borsten entstehen gleich: sie werden in ektodermalen Borstensäcken gebildet. Sie gehören von Anfang an zur Rumpfanlage.

d) Der Hautmuskelschlauch.

Die Längsmuskeln und wahrscheinlich auch die dicht unter dem Ektoderm liegenden Ringmuskeln entstehen aus dem primären Mesenchym und sind damit larvalen Ursprungs. Die Längsmuskeln werden als typische Schicht aber nur im Bereich der mesodermalen Somatopleura, also der imaginalen Rumpfanlage ausgebildet. Die Ringmuskeln sind wenigstens in den Verwandlungsstadien im Rumpf und im Kopflappen gleich ausgebildet. Die nach innen unter den Längsmuskeln liegenden Schrägmuskeln sind imaginaler Herkunft; sie entstehen aus dem sekundären Mesoderm*).

e) α. Somatopleura und Splanchnopleura.

Beide entstehen aus dem sekundären Mesoderm. Die Splanchnopleura überkleidet alle mittleren Darmabschnitte (zwischen Kropf und Afterdarm). Der Überzug des Pharynx, des

*) Es liegt nahe, die nächste Ursache für die Entstehung oder wenigstens die Auslösung der ektodermalen und der mesenchymatischen Differenzierungen des Rumpfes in einem Einfluß der unter dem Ektoderm und Mesenchym liegenden Somatopleura zu suchen.

Ösophagus und des Afterdarms dagegen wird vom Mesenchym geliefert, ist also rein larvalen Ursprungs.

e) β. Die Frenula und die Mesenterien.

Die Frenula der mittleren Darmabschnitte entstehen aus den mesodermalen Mesenterien, sind also imaginal. Die Frenula (?) und Mesenterien des Pharynx und Afterdarms entstehen aus dem primären Mesenchym.

e) γ. Das Diaphragma.

Es entsteht am Vorderrand des sekundären Mesoderms auf der Grenze zum larvalen Abschnitt der Hyposphäre und setzt sich aus Mesoderm und primärem Mesenchym zusammen.

f) Das Cölom.

Das Cölom entsteht nicht als geschlossener Hohlraum, sondern ist und bleibt dauernd in Kommunikation mit dem Blastocöl. Während der Metamorphose wird das Blastocöl entsprechend dem Vordringen des Mesoderms immer kleiner und ist in den Verwandlungsstadien zuletzt auf den vor dem Diaphragma im Rumpf gelegenen Hohlraum und die Hohlräume des Kopflappens reduziert.

g) Der Darm.

Das larvale Darmsystem besteht aus dem Ösophagus, dem Mitteldarm, der in zwei Kammern geteilt ist (Ösophagealkammer und Rektalkammer) und dem Afterdarm.

Das Darmsystem des ausgewachsenen Tieres besteht aus Mundhöhle, Pharynx, Ösophagus, Kropf, Zwischendarm, Mitteldarm (mit Nebendarm), Hinterdarm und Afterdarm.

Davon entwickeln sich:

Mundhöhle, Pharynx und Ösophagus aus dem larvalen Ösophagus, der eine starke Verlängerung erfährt.

Der Kropf und der Zwischendarm aus dem vorderen Teil (Hals*)) der Ösophagealkammer.

Der Mitteldarm aus dem hinteren blasigen Teil der Ösophagealkammer (die eine Reduktion und Umdifferenzierung erfährt) und dem vordem blasigen Abschnitt der Rektalkammer.

Der Hinterdarm aus dem stark verlängerten hinteren schlauchförmigen Teil der Rektalkammer.

Der Afterdarm entsteht aus dem gleichnamigen larvalen Stück ohne besondere Umbildung.

Am Mitteldarm läuft der Nebendarm entlang, der während der Metamorphose durch Abfaltung entsteht. Nach hinten schließt er an den hinteren sich erhaltenden Abschnitt der larvalen Wimperspirale an.

Es wird also der ganze Darm des ausgewachsenen Tieres aus dem larvalen Darmsystem entwickelt. Neubildungen gibt es nicht.

---

*) Vorderer Halsteil und hinterer blasiger Teil sind an der Ösophagealkammer während der Metamorphose zu unterscheiden.

h) Die Analblasen entstehen ganz(?) aus dem sekundären Mesoderm. Sie gehören der Rumpfanlage an.

i) Das Blutgefäßsystem.

An der Entwicklung der Blutgefäße ist in erster Linie das primäre Mesenchym, also larvales Zellmaterial, beteiligt. Sie entstehen erst, wenn die Rumpfanlage schon weit vorgeschritten ist.

α) Das ventrale Längsgefäß entsteht als Falte der Somatopleura und der Mesenchymmembran, wobei die innere Wandung von der Mesenchymmembran gebildet wird(?), um die sich als äußere Schicht die Somatopleurazellen legen. Das Lumen ist darnach ein Teil des zwischen Mesenchymmembran und Ektoderm gelegenen Raumes oder entsteht als Lakune in dem diesen Raum anfüllenden Mesenchymgewebe.

β) Die Mesenterialgefäße entstehen im oder am Vorderrand der mesodermalen Mesenterien. Ihr Lumen gehört dem Blastocöl an oder entsteht sekundär.

γ) Das Darmgefäß, welches beide Mesenterialgefäße verbindet, ist ein Darm-Blutsinus. Es entsteht als Spaltraum zwischen Darm und Splanchnopleura. Ein Endothel existiert nicht. Das Gefäßlumen ist ein Teil des Blastocöls.

δ) Die Kopflappengefäße entstehen vom primären Mesenchym aus, welches allein ihre Wandung liefert. Ihre Lumina sind als Lakunen im mesenchymatischen Gewebe zu betrachten.

3. Rein larvale Organe.

Solche werden hier nur der Vollständigkeit wegen erwähnt, da sie während der Metamorphose verschwinden. Nur der Larve gehören an: die Protonephridien, die Wimperkränze und die zwei trochalen Nervenringe. Wir brauchen ihre Entwicklung, die überdies einfach ist, hier nicht zu berücksichtigen.

B. Beziehungen zwischen Kopflappen und Rumpf.

Aus den Darlegungen des Abschnittes IV (Metamorphose), die eben in der Zusammenfassung kurz rekapituliert wurden, hat sich ergeben, daß wir den Kopflappen des sich verwandelnden *Echiurus* samt der vordersten Zone des Rumpfes, in der der Mund liegt, als larvales, vor der Rumpfanlage gelegenes Stück betrachten müssen, an dessen Aufbau das sekundäre Mesoderm zum mindesten bis nach der Metamorphose nicht beteiligt ist, während es in der Rumpfanlage die wesentlichste Rolle spielt. Ich erinnere daran, daß bereits Salensky (1908) diese verschiedene Beteiligung des Mesoderms am Aufbau des vorderen und hinteren Abschnitts des *Echiurus* beobachtet hat, wenn wir auch in der Begrenzung der Abschnitte auseinandergehen. Diese Zusammensetzung aus einem vorderen larvalen und hinteren imaginalen Teil hat sich in den verschiedensten Organentwicklungen bestätigt und sich dadurch als Grundlage für die Erklä-

rung einer längeren Reihe von Organisations-Eigentümlichkeiten des Genus *Echiurus* bewährt. Wir haben sie zuerst in der äußeren Morphologie der sich verwandelnden Larven, am Verhalten des Pigments und der Hautpapillen nachgewiesen (S. 144ff.). Wir haben weiter gezeigt, daß diese äußerliche Zusammensetzung mit dem Verhalten des Mesoderms im Innern parallel geht. Ferner haben wir dargelegt, daß die komplizierten Verhältnisse des Darmtraktus, und zwar nicht nur die Ausbildung seiner verschiedenen Abschnitte, sondern auch die verschiedenen Modi seiner Befestigung an der Körperwand sich von diesem Gesichtspunkt aus begreifen lassen und endlich haben wir zuletzt geschildert, daß auch die Morphologie des Gefäßsystems sich mit der erörterten Auffassung in Beziehung bringen läßt. Es sei übrigens auch hinzugefügt*), daß schon Hatschek die Herkunft der Wurmabschnitte aus den Larvenabschnitten erörterte. Die Organisation des erwachsenen Tieres konnte jedoch mit der Larvenorganisation erst genauer in Parallele gebracht werden, nachdem, wie es im IV. Abschnitt geschah, die Metamorphose und das Schicksal der einzelnen Körperschichten durchgearbeitet war.

Die angeführten Parallelen haben wir in den einzelnen Kapiteln gesondert besprochen, ohne sie miteinander näher in Beziehung zu bringen, und zugleich ohne weitere Berücksichtigung der Literatur.

Beides ist nun hier im Zusammenhang nachzuholen, wodurch sich eine weitere Prüfung unserer Anschauung ergibt. Es ist also hier in gegenseitige Beziehung zu setzen, was wir selbst im Laufe der Untersuchung vorgebracht und für die Metamorphose eben rekapituliert haben, und zwar sind die Metamorphosestadien auch mit dem erwachsenen Tier zu vergleichen; es sind ferner die bereits in der Literatur vorhandenen Angaben heranzuziehen. Alles dies ist unter dem Gesichtspunkt der Zusammensetzung des Körpers aus Soma, Prosoma (und Pygidium) zu bewerten.

Aus der Literatur kommt vor allem die neuere Arbeit in Betracht, die uns Spengel geliefert hat: die Schrift über den Kopflappen und den vordersten Teil des Rumpfes bei armaten Gephyreen (1912a). Seine Mitteilungen sind uns von um so größerem Wert, als bei dem einzigen uns vorliegenden Exemplar des Spezies *abyssalis* der Kopflappen fehlt, und wir infolgedessen auf einen Vergleich mit *E. echiurus* beschränkt bleiben. Spengel hatte in seiner früheren Arbeit (1880) in Übereinstimmung mit anderen Autoren angegeben, daß die Unterlippe des erwachsenen *Echiurus* »schlechthin als ein Teil des Kopflappens anzusehen sei, der . . . durch Vereinigung der Seitenränder dieses Körperanhanges zustande gekommen sei« (1912a; nach 1880). »Die Untersuchung aber lehrt,« setzt Spengel in seiner neueren Arbeit hinzu, »daß die in diesem Sinne aufgefaßte Unterlippe keineswegs nur ein Teil des Kopflappens ist, sondern in ihrer hinteren Hälfte noch unveränderte Organe des Rumpfes enthält und daher soweit sicher diesem zuzuzählen ist, nämlich das . . . Vorderstück des Bauchmarks und das diesem angelagerte . . . Vorderstück des Bauchgefäßes und zwar noch in

*) Vergleiche das S. 147 Gesagte.

völlig ungeteiltem Zustande. Die Aufteilung beider in die den Kopflappen durchziehenden Nerven- und Gefäßschenkel erfolgt erst in der vorderen Hälfte der ‚Unterlippe‘“ (1912a, S. 346).

Wir haben nun bereits in den früheren Abschnitten gezeigt, daß die Zone der Mundlippen dem Perimetastomium der Metamorphosestadien homolog zu setzen ist. Dafür waren insbesondere Fig. 78—80, 91 und 103 beweiskräftig, welche diese Zone, die zuletzt bereits die Form wie im erwachsenen Tiere zeigte, auf die früheren larvalen Zustände zurückzuführen erlaubten. Darnach sind nun unsere Resultate mit den neuen Beobachtungen Spengels in Beziehung zu bringen.

Für die Durchführung dieser Homologie, wobei wir besonders auch die Verhältnisse des Mesoderms im Auge behalten werden, sind vier Gruppen von Erscheinungen näher zu betrachten, und zwar:

1. Das Bauchmark und seine Gabelung in die Commissuren, sowie das parallel laufende Bauchgefäß samt Verzweigung in die seitlichen Kopflappengefäße.

2. Das Verhältnis des Darmes und seiner Befestigung.

3. Die topographischen Verhältnisse der Hohlräume in der Basis des Kopflappens zur Körperhöhle.

4. Die Muskulatur der Mundlippenzone und die Auskleidung der Hohlräume des Kopflappens.

Der Besprechung ist eine Vorbemerkung zu machen. Wir werden zu wiederholten Malen den Einwurf aufstellen müssen, daß das Diaphragma, welches die Grenze des Metastomiums gegen das Soma bildet, im jungen Tier (Fig. 4) und während der Metamorphose einen anderen Platz einnimmt, als im erwachsenen Tier. Man braucht nur Fig. 91 und 103 einerseits, Fig. 3 andererseits zu vergleichen, so ersieht man sogleich, daß das Diaphragma im erwachsenen Tier um die Zone dreier Papillenringe weiter zurückliegt. Wir haben nun zwar auf S. 181 die Veranlassung zu dieser verschiedenen Lage in der Wirkung der Borstenmuskulatur mit gewisser Wahrscheinlichkeit erkannt. Es wäre jedoch auch, wie oben erwähnt, der Verdacht zulässig, das Diaphragma des erwachsenen Tieres und die als Diaphragma während der Metamorphose bezeichnete Membran möchten überhaupt verschiedene Bildungen sein; das Diaphragma des erwachsenen Tieres würde in diesem Fall erst nach der Metamorphose entstehen, die erwähnte Membran der Metamorphosestadien aber würde vorher zugrunde gehen. Aus diesem Grunde sind hier die zwingenden Beweise für die Identität beider Bildungen zusammengestellt.

Für die Identität spricht:

a. Die Form. Beide Bildungen setzen an die Körperwand an und besitzen in der Mitte eine weite Öffnung.

b. Der Bau. Beide sind zweischichtig und besitzen eine ringförmig verlaufende Muskulatur (vgl. Spengel 1880, S. 492. In Präparaten wie Fig. 90 sind diese Ringmuskeln sehr leicht zu sehen)

c. Die Beziehung zu den Pharynxmesenterien: Beide gehen im erwachsenen Zustand wie in der Metamorphose in homologer Weise ineinander über.

d. Die Beziehung zum dorsalen Mesenterialgefäß. Dieses ist mit dem Ansatz des Diaphragmas verwachsen.

e. Endlich ist allgemein zu berücksichtigen, daß das Diaphragma in der Larve keineswegs als larvales Organ zu betrachten ist, sondern erst im Verlauf der Metamorphose angelegt wird, also zu einer Zeit, in der die Bildung der Wurmorganisation vor sich geht. Es ist ganz unwahrscheinlich, daß es nur vorübergehenden Charakter besitzen könnte.

Man wird nach allen diesen Argumenten die Identität des Diaphragmas im erwachsenen *Echiurus* und in der Metamorphose für sicher bewiesen halten können.

Wir kehren nun zu den Erörterungen über das Perimetastomium zurück.

1. Bauchmark und Bauchgefäß.

Was das Bauchmark und das Bauchgefäß anbetrifft, so sind von unseren Metamorphosestadien die Fig. 78—80a und b, 88, 91, 92 und 103, sowie Fig. 4, 5 und 5a heranzuziehen. Wir haben an der schematischen Fig. 92 klar gemacht, daß das Diaphragma, welches während der Metamorphose die Grenze zwischen Soma und Perimetastomium bildet, auf der Ventralseite in den adoralen Mesenchymkomplex übergeht. Wir haben gesehen, daß dieser sowohl seiner Natur als auch seiner Entwicklung nach, da er vor der Grenze des Mesoderms liegt, als Teil des Perimetastomiums zu gelten hat. In ihn tritt das Bauchmark samt dem Bauchgefäß noch ungeteilt ein. Die Gabelungsstelle des Nervenstranges in die beiden Commissuren und die Verzweigung des Gefäßes in die beiden Kopflappengefäße liegt innerhalb dieses Komplexes. Aus dem Perimetastomium geht, wie sich ergeben hat, die Mundlippenzone des jungen Wurmes hervor. Man betrachte dafür die genannte Figurenreihe. Damit ist das Verständnis für die Tatsache, daß Bauchmark und Gefäß in die Basis des Kopflappens ungeteilt eintreten und sich erst in ihr verzweigen, gegeben.

2. Die Beziehung des Vorderdarmes zur Körperwand.

Das zweite Argument liegt in den Verhältnissen des Vorderdarms, insbesondere der Art, wie er an der Körperwand befestigt ist und in Beziehung mit dem Diaphragma steht. Wir haben in der anatomischen Beschreibung des erwachsenen *E. abyssalis* geschildert, daß der Pharynx in seinem vorderen Abschnitt durch radiär ansetzende Frenula, im hinteren Abschnitt aber durch zwei ventrale Mesenterien an die Körperwand geheftet wird und ferner, daß diese beiden Mesenterien in die beiden Hälften des Diaphragmas übergehen. Wir haben dann das Äquivalent für die Mesenterien in den Metamorphosestadien in Form zweier Mesenchymwände aufgefunden, die einen Teil des adoralen Mesenchymkomplexes bilden. Dieser Komplex liegt, wie man in der schematischen Fig. 92 nachsehen möge, im Bereich des Perimetastomiums,

dessen hintere Grenze auf der Ventralseite durch den hinteren Rand eben dieses Komplexes bestimmt wird. Die Auffassung, daß die Region des Perimetastomiums, die vor dem mesodermalen Bereich des Somas liegt, nach der Topographie des Bauchmarks und des Bauchgefäßes, zur Zone der Mundlippe des Kopflappens im fertigen Wurm wird, erhält durch die Tatsachen der Darmbefestigung eine Bekräftigung. Denn gerade dieser Abschnitt ist durch die mesenchymatische Befestigung des Darmes (Pharynxmesenterien-Diaphragma und Pharynx-Frenula) ausgezeichnet. Mit anderen Worten, wir kommen mit dem Argument der Darmbefestigung zum gleichen Ergebnis, wie mit den Überlegungen auf Grund des Bauchmarks und Bauchgefäßes. Nur in einem Punkt stimmt die Rechnung nicht ohne weiteres. Die Grenze, die das Diaphragma und damit die Mesenterien am erwachsenen Tier bezeichnen, liegt hinter der nach der Metamorphose und dem jungen Wurm zu erwartenden Linie. Wir haben die Ursache dafür in der Beziehung des Diaphragmas zu den Borstenmuskeln zu finden geglaubt; es wäre also diese Diskrepanz der Erklärung zugänglich. Aber auch davon abgesehen, wird man sagen können, daß in der spezifisch mesenchymatischen Ausbildung der Pharynxbefestigung während der Metamorphose ein Argument für die Existenz des Perimetastomiums und seine besondere Rolle geliefert ist. Wenn, was ich nicht entscheiden möchte, das Mesoderm sich nach der Metamorphose, d. i. sekundär an der Pharynxbefestigung beteiligt, würde dies kein Argument gegen unsere Auffassung der ursprünglichen Verhältnisse sein.

3. Die Hohlräume in der Basis des Kopflappens.

Es sei vorausgeschickt, daß Spengel alle Hohlräume des Kopflappens, nicht nur die der Basis, dem Cölom zurechnet. Nach unserer Auffassung, die in Übereinstimmung mit Salensky (1908) steht, gehören sie jedoch dem Blastocöl an, und wenn sie im erwachsenen Tier ganz oder teilweise eine mesodermale Auskleidung haben sollten, so könnte diese erst sekundär entstanden sein. Auch damit stünden diese Hohlräume noch im Gegensatz zu dem schon in der Larve auftretenden mesodermalen Cölom des Somas.

Ich werde aber hier vorerst nur die Topographie berücksichtigen und die Auskleidung der Hohlräume beiseite lassen. Wir gehen für diesen Vergleich am besten von dem Stadium der Fig. 91 und 92 aus. Die Köperhöhle besitzt, wie wir S. 174f. erfahren haben, zwei Fortsetzungen in die larvale Zone der Hyposphäre hinauf. Einerseits gelangt man von ihr (Fig. 89) durch das Loch des Diaphragmas in das vor dem Diaphragma liegende Blastocöl, welches allerdings, wie Fig. 103 zeigt, während der Metamorphose im Bereich der Episphäre durch das Mesenchym fast völlig verdrängt wird. Nur in der larvalen Zone der Hyposphäre, dicht vor dem Diaphragma, bleibt ein Rest erhalten. Wir finden diesen in Fig. 103 (*blc*) im Bereich des engen Kopflappenhalses dorsal vom Pharynx gelegen. Andererseits geht auf der Ventralseite von der Körperhöhle ein Divertikel aus, das sich unter dem Pharynx nach vorn erstreckt und in Fig. 91 und 92 mit × bezeichnet ist. Es läuft dem Bauchmark entlang und ist nach den Seiten sowie nach dem dorsalen Blastocöl hin durch Bestandteile des Mesenchymkomplexes

abgegrenzt. Dicht hinter dem Mund teilt es sich in zwei Kanäle. Diese ziehen sich den Commissuren entlang und gehen, wie Fig. 103 uns zeigte, durch den ganzen Kopflappen weiter. In ihnen verlaufen die beiden Seitengefäße des Kopflappens.

Die Darstellung, die SPENGEL neuerdings (1912a) vom ventralen Vorderende des Rumpfes beim erwachsenen Tier gegeben hat, stimmt mit dieser Topographie völlig überein. Er schreibt über diese Verhältnisse: »Nur auf der Ventralseite der Sagittalschnitte gelingt es, den Cölomraum [von hinten her] ohne Unterbrechung — selbst Frenula durchsetzen ihn hier nicht — bis an das Vorderende des Rumpfes zu verfolgen, also so weit, wie das Bauchmark und das Bauchgefäß, das eben in dieser Höhle verläuft, reichen . . . Für diesen Abschnitt läßt sich nun leicht . . . der Nachweis führen, daß er ohne Unterbrechung übergeht in die seitlichen Cölomräume des Kopflappens [also die beiden Lakunen, die den seitlichen Rändern des Kopflappens entlang laufen*)], was vollkommen gesichert wird durch die Beziehung zu den seitlichen Kopflappengefäßen, in die sich das Bauchgefäß im Innern der beschriebenen Cölomerweiterung aufzuteilen beginnt« (1912, S. 349; man vergleiche dazu seine Fig. 5—10 von Querschnitten). Wir können nach dieser Beschreibung auf Grund der Lage des Bauchmarks und des Bauchgefäßes diesen Cölomraum sicher mit der ventralen Fortsetzung der Körperhöhle in der Larve unter dem Pharynx hinauf identifizieren. Die Topographie, die sich aus SPENGELS Figuren ablesen läßt, stimmt mit meiner Fig. 92 überein. Die Cölomteile, in denen nach SPENGEL die seitlichen Gefäße des Kopflappens verlaufen, sind in den Blastocöl-Lakunen unseres Tieres Fig. 103 gegeben.

Ähnlich führen auch die Verhältnisse der Dorsalseite zu einer Übereinstimmung: Im erwachsenen *Echiurus* konnte SPENGEL das Cölom dorsal vom Darm nicht kontinuierlich bis in den Kopflappen verfolgen. »Auf Sagittalschnitten wird es auf der dorsalen Seite [der Mundlippenzone] durch das Rückengefäß ganz ausgefüllt« (l. c., S. 349). Dagegen tritt doch im vordersten Teil dieser Zone, d. h. dorsal vom vordersten Stück der Mundhöhle, wieder ein Hohlraum auf. Er umfaßt die dorsale Seite des Darmes ungefähr in einem Halbbogen. Dementsprechend sagt SPENGEL zu seiner Fig. 8: »so sehen wir . . . die Mundhöhle zu beiden Seiten [und auch dorsal, wie aus seinen folgenden Sätzen hervorgeht] von einem stattlichen Cölomraum eingefaßt« (1912, S. 349). Dieses dorsale Stück des Cöloms sehen wir an einem Sagittalschnitt (SPENGEL, Fig. 1) und sehen zugleich, »wie sich dieses in das ventrale Cölom des Kopflappens fortsetzt« (ib.). (Als ventrales Cölom des Kopflappens bezeichnet SPENGEL [1880, S. 512 und Fig. 43] ein System von Lücken von der »Gestalt eines sehr niedrigen Hohlraumes von gleicher Länge und Breite wie die ventrale Fläche des Kopflappens, der von zahlreichen dorsoventralen Balken durchsetzt wird«.)

Es ist kein Zweifel, daß dieser dorsale Hohlraum im Bereich der Mundlippenzone mit dem dorsalen Überrest des Blastocöls vor dem Diaphragma in unserem jungen Wurm von Fig. 103 identisch ist.

---

*) In [ ] gesetzte Stellen sind von mir in das Zitat eingeschoben.

Von besonderem Interesse aber ist SPENGELS Angabe über das ventrale durch die ganze ventrale Fläche des Kopflappens sich erstreckende Cölom. Ein solches ist in unserer Fig. 103, soviel ich beobachten konnte*), nicht vorhanden. Möglicherweise fehlt er dem Neapler *Echiurus* überhaupt, eine Frage, die sich nicht entscheiden ließ, da unserem erwachsenen Tier der Kopflappen fehlt. Man wird sich darnach mit der Aussicht zufrieden geben müssen, an weiterem Material erwachsener und mit Kopflappen versehener Neapler *Echiuri*, sowie an zahlreicheren gezüchteten und verwandelten Jungtieren die Frage zu verfolgen. Ob das ventrale Kopflappencölom der SPENGELschen Beschreibung mit dem letzten Rest des in der alten Larve (vgl. Fig. 91) beobachteten großen Blastocöls im Prosoma, d. h. vor allem in der Episphäre, identisch sein kann, erscheint gegenüber der Kopflappenmuskulatur des *E. echiurus* zweifelhaft. Für eine genaue Parallele sind die Verhältnisse des Kopflappens bei *E. echiurus* viel zu kompliziert. Man wird jedoch sagen können, daß im ganzen bei einer topographischen Vergleichung der Hohlräume im Kopflappen des alten *Echiurus* mit denjenigen unseres ältesten gezüchteten und auf larvale Zustände zurückführbaren Tieres (Fig. 4 und 103) gewisse Parallelen gezogen werden können.

Es ist schließlich auch hier auf die Lage des Diaphragmas im erwachsenen Tier zurückzukommen. Alle von SPENGEL erwähnten Hohlräume, deren Homologon wir in Fig. 103 finden konnten, liegen im erwachsenen Tier weit vor dem Diaphragma, und dieses bildet im erwachsenen Zustand nicht, wie es bei der genannten Fig. 103 der Fall ist, ihre Grenze gegen das Cölom des Rumpfes. Auch hier ist wiederum daran zu erinnern, daß nach der Metamorphose eine Zurückverlegung des Diaphragmas stattfinden muß, deren Zustandekommen wir oben S. 181 erörtert haben.

4. Die Muskulatur der Mundlippenzone und die Auskleidung der Hohlräume des Kopflappens.

a) Die Muskulatur.

Der Übergang des Rumpfes in die larvale Zone der Hyposphäre wird am Hautmuskelschlauch der Metamorphosestadien durch vier Eigentümlichkeiten charakterisiert, wofür man am besten Fig. 87 und 91 nachsehe.

Erstens fehlt an der larvalen Zone die Somatopleura, zweitens fehlt die Schrägmuskulatur (*schm*). Beide gehen nicht über das Diaphragma hinaus. Drittens löst sich an der Diaphragmagrenze die Längsmuskulatur in ein lockeres Muskelgewebe auf; die Muskelfibrillen weichen fächerförmig auseinander. Dieses Merkmal ist jedoch nur an den Flanken des Tieres gut zu erkennen; auf der Ventralseite herrschen infolge der Ausbildung des adoralen Mesen-

*) Ich kann diese Angabe deshalb nicht mit völliger Sicherheit machen, weil hie und da an der ventralen Seite des Kopflappens der Fig. 103 kleine unregelmäßige Lakunen vorhanden sind, deren Natur ich jedoch nicht bestimmen konnte.

chymkomplexes besondere Verhältnisse. Viertens ist im Gegensatz zu den drei ersten Punkten auf das Verhalten der äußeren Ringmuskulatur hinzuweisen. Wir finden sie in Fig. 91 im Kopflappen und im Rumpf etwa gleich stark ausgebildet. Dagegen ist sie, wenigstens auf der Ventralseite, in der vor dem Diaphragma liegenden Zone nur sehr unbedeutend.

Wir haben zu prüfen, ob diese Merkmale auch am erwachsenen Tier zu finden sind. Die folgenden Sätze sind zu diesem Zweck aus der SPENGELschen Beschreibung (1912 a) zitiert. Dabei sei daran erinnert, daß der Abschnitt, in dem die Mundhöhle liegt, im erwachsenen *E. echiurus* nach hinten durch die Ringfurche gegen den Rumpf abgegrenzt wird, eine Furche, die wir ja auch in ganz alten Verwandlungsstadien gefunden haben, wo sie mit dem Ansatz des Diaphragmas übereinstimmte.

»Verfolgen wir«, sagt SPENGEL, »die Muskelschichten des Rumpfes von unten nach oben gegen den Kopflappen, so sehen wir zunächst ganz deutlich, daß die äußere Ringmuskelschicht . . . sich bis auf wenige Fasern verdünnt. Das ist der Fall an der Stelle, wo . . . die Grenzfurche gelegen war« (1912 a, S. 373). Diese Angaben beziehen sich, wie aus dem Original zu ersehen, auf einen Frontalschnitt und passen auf unsere Larve, soweit wenigstens deren Ventralseite betrachtet wird. Auf der Dorsalseite hatten wir keine Unterbrechung der Ringmuskelschicht gefunden.

Dann fährt SPENGEL fort: »Auf der gleichen Höhe erscheint auch die Längsmuskulatur zwar nicht so stark verdünnt, wie die Ringmuskelschicht, aber doch deutlich verschmächtigt, ehe sie im Kopflappen beginnt sich fächerförmig auszubreiten« (ib.). Auch dafür haben wir in der Diaphragmazone der Larve ein Äquivalent gefunden. Wir haben bereits gesagt, ungefähr von dem Diaphragma an breite sich die Längsmuskelschicht fächerförmig aus. Eine Verschmächtigung allerdings haben wir nicht gefunden. Dann fährt SPENGEL fort, und dies ist das Wichtigste: »Endlich sehen wir im Rumpfe die Querschnitte einer etwas wenig regelmäßigen und stellenweise in Bündel gesonderten Muskellage, an das Cölom angrenzend und von ihr ausgehend eine Anzahl von Frenula, die sich an den Pharynx begeben. Dies ist die innere Schrägmuskulatur. Diese Schicht kann man im Gegensatz zu den beiden anderen nicht ohne Unterbrechung in den Kopflappen hinein verfolgen, sondern nur bis an einen Punkt etwa auf der Höhe der Autotomiestelle« (1912 a, S. 373). SPENGELS Autotomiestelle entspricht der äußerlich sichtbaren Ringfurche. Die inneren Schrägfasern machen also am Vorderrande des Rumpfes halt. — »Sie sind aber«, fährt SPENGEL fort, »nur auf einer ganz kurzen Strecke unterbrochen . . ., um gleich vor dieser wieder aufzutreten, sich zum Muskelfilz auszubreiten und schließlich in die Ringfaserschicht des Kopflappens überzugehen« (1912, S. 374). Die Unterbrechung ist der wesentlichste Punkt. Wir haben an unseren Metamorphosestadien nachgewiesen, daß die Schrägmuskeln auf der Höhe des Diaphragmas enden, und darnach ist die Annahme wahrscheinlich, daß die von SPENGEL beschriebene Unterbrechungszone mit der larvalen Grenze der Schrägmuskulatur identisch, mit anderen Worten, daß hier auch im erwachsenen Tier noch die vordere Grenze des Somas und des Mesoderms liegt. Durch

das Verhalten der Längsmuskulatur, die sich rostral dieser Stelle fächerförmig ausbreitet, wird dieser Schluß bekräftigt.

Gegen diese Auffassung sind zwei Einwände möglich: einerseits hebt Spengel hervor, daß die Schrägmuskulatur oberhalb der Unterbrechungsstelle wieder auftritt und sich weiter in den Kopflappen fortsetzt. In den Larven ist dies nicht der Fall. In welchem Grade dieses Argument unseren Schluß abschwächt, kann hier aber nicht erörtert werden, da uns das Material zu einer Vergleichung der Muskulatur des Kopflappens bei dem erwachsenen und dem eben verwandelten Tier fehlt, und weil es auch wahrscheinlich ist, daß die Kopflappenmuskulatur bei *E. echiurus* komplizierter gebaut ist, als bei *E. abyssalis*. Es besteht hier eine Lücke, und wir müssen aus dem gleichen Grunde auch die Frage unberücksichtigt lassen, ob die Schrägmuskulatur des Rumpfes und der von Spengel im Kopflappen erwähnte Muskelfilz und die Ringfaserschicht einander entsprechen. Auf alle Fälle ist eine solche Fortsetzung der Schrägmuskelschicht im Kopflappen auch in dem fertig verwandelten jungen Wurm unserer Fig. 4 und 103 noch nicht vorhanden. Das spricht gegen eine Verwandtschaft der beiden Bildungen und setzt die Bedeutung des Einwandes herab.

Der zweite Einwand beruht auf der Bedeutung, die nach Spengel dieser Unterbrechungsstelle zukommt. Sie ist diejenige Stelle, an welcher bei der Autotomie der Kopflappen abgeworfen wird. Es braucht daher die Muskelunterbrechung nicht die primäre Bedeutung zu haben, die wir ihr zuschreiben möchten, sondern eine sekundäre, durch die Entstehung der Fähigkeit des Autotomierens entstandene. Die Unterbrechung wäre darnach eine nach der Metamorphose auftretende Abänderung in der ursprünglich kontinuierlichen Schicht. Wir werden auf diese Frage noch im folgenden Abschnitt eingehen.

Wir müssen auch hier wiederum auf die Lage des Diaphragmas hinweisen. Nach unserer Auffassung wäre zu erwarten, daß seine Ansatzstelle an der Körperwand mit der Unterbrechungsstelle, die Spengel beschreibt, zusammenfällt. Wir haben demgegenüber gesehen, daß das Diaphragma im erwachsenen Tier um drei Papillenringe hinter jener Unterbrechungsstelle liegt. Um so mehr ist zu betonen, daß bei unserem ältesten Zuchtstadium, dem jungen Wurm von Fig. 4 und 103, dies noch nicht der Fall ist. Das Diaphragma liegt dort, soweit es erkennbar ist, in der Tat noch an der Stelle, die der Autotomie-Stelle entspricht, und die in Fig. 103 durch das fächerförmige Auseinanderweichen der Längsmuskulatur charakterisiert ist (Fig. 103, ×—×).

b) Die Auskleidung der Hohlräume des Kopflappens.

Wie wir aus der eben gegebenen Darstellung wissen, besitzen die Verwandlungsstadien in ihrem Kopflappen zweierlei Höhlungen, eine dorsal des vordersten Darmabschnittes, die mit der Rumpfhöhle durch die Öffnung des Diaphragmas zusammenhängt, und andererseits an den Nervencommissuren entlang zwei Kanäle, welche dem Bauchmark folgend mit der Rumpfhöhle auf der ventralen Seite in Verbindung stehen. Der erwachsene *E. echiurus* be-

sitzt außer diesem noch ein drittes oben erwähntes Hohlraumsystem: an der ganzen Ventralfläche des Kopflappens zahlreiche niedrige Höhlungen, nach SPENGEL »die sich in den Kopflappen erstreckende Fortsetzung der Leibeshöhle« (1880, S. 518). Dieses System grenzt nach den Seiten an die Kanäle, die den Commissuren entlang laufen. »Rechts und links liegt ein Hohlraum von besonderer Größe und in ihm der Durchschnitt eines engeren Kanals, des seitlichen Blutgefäßes« (ib.). Alle Hohlräume des Kopflappens betrachtet SPENGEL, wie wir bereits hervorgehoben haben, als Teile des Cöloms. Sie seien, sagt er in seiner neuen Arbeit, »einwandfrei als eine Fortsetzung des Rumpfcöloms erkannt worden« (1912a, S. 370). Aus unserer Darstellung ging hervor, daß wir diese Hohlräume, von denen zwei im Stadium der Fig. 103, dem jungen *Echiurus*, vorhanden sind, nicht dem Cölom, sondern wenigstens in den Stadien bis zum frisch verwandelten Wurm dem Blasocöl zurechnen.

Es liegt auf der Hand, daß als Kriterium für diese Frage das Verhalten des Mesoderms dienen muß. Wenn die Kopflappenhohlräume Cölomteile sind, müssen sie von einer Mesodermschicht ähnlich der Somatopleura ausgekleidet sein. Sind sie Blastocöl, so können sie nur mesenchymatische Wände haben. Die Entscheidung dieser Frage wird (vgl. das auf S. 157 gesagte) außerordentlich schwierig, wenn man bedenkt, daß einerseits auch eine typische mesodermale Auskleidung auf eine dünne Haut mit wenigen Kernen beschränkt sein kann, andererseits aber auch das Mesenchym eine gewisse membranartige Abgrenzung gegen die Höhlungen des Blastocöls bildet, wie unsere Larvenstadien zeigen. Die Figuren, die SPENGEL 1880 veröffentlicht hat (Fig. 43 bis 45 und 48), lassen denn auch, wie mir scheint, beide Erklärungsmöglichkeiten zu und dasselbe gilt für Schnittpräparate, die ich aus dem mir von SPENGEL zugesandten *Echiurus*-Material (Spezies *E. echiurus*) herstellte. Aber ist auch die Auskleidung der Kopflappenräume nach meinen Beobachtungen sehr kernarm und einer Mesenchymabgrenzung sehr ähnlich, so kann eine mesodermale Herkunft eben doch nicht ausgeschlossen werden.

Daß auf alle Fälle der Cölomcharakter nicht etwa sicher nachgewiesen ist, und daß eine typische Auskleidung fehlt, zeigt am besten die Untersuchung RIETSCHS, der alle diese Hohlräume als Kunstprodukte auffaßt. Ich verweise auf das S. 158 gegebene Zitat der Arbeit dieses Autors. Die Auffassung der Hohlräume als Kunstprodukte ist ohne Zweifel falsch; es handelt sich um organische Hohlräume. Die in jenem Zitat gegebenen Sätze aber sprechen weit mehr für unsere Auffassung einer blastocölen als der einer cölomatischen Natur.

Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß man für das erwachsene Tier hinsichtlich der Auskleidung des untersten Stückes des Kopflappens, i. e. der Mundlippenzone, eine Ausnahme machen muß. Daß es hier möglicherweise zu einem nachträglichen Vordringen des Mesoderms kommt, ist durch mehrere Tatsachen angedeutet. Einerseits sehen wir in unserem erwachsenen Neapler *Echiurus* die mesodermale Schrägmuskulatur zwischen die Frenula des Pharynx hinaufreichen. Da wir die Frenula vom adoralen Mesenchymkomplex der Metamorphose abgeleitet haben, ist die von ihnen besetzte Zone ursprünglich vor dem Mesodermrand gelegen. Wenn die Schrägmuskeln und mit ihnen das Mesoderm in diese Zone

hineinreicht — bei den Metamorphosestadien ist dies nicht der Fall, so kann dies nur nach der Metamorphose, also sekundär, geschehen sein. Nach SPENGEL (1912a, S. 370) ist die Schrägmuskulatur bei *E. echiurus* auch noch weiter bis in die Hohlräume der Mundlippenregion vorgedrungen. Es dürfte wohl auch dies, wenn wir die Parallele zwischen den beiden Spezies *E. echiurus* und *E. abyssalis* trotz des Mangels an Beobachtungen bei *abyssalis* ziehen wollen, auf ein sekundäres Vordringen des Mesoderms bezogen werden. Daraus ergäbe sich für den erwachsenen *Echiurus* eine wesentliche Ergänzung gegenüber der noch jugendlichen Wurmorganisation. Im heranwachsenden Tier, zum wenigsten der Spezies *E. echiurus*, fände in diesem Fall eine sekundäre Ausdehnung des Mesoderms über die eigentliche Rumpfgrenze hinaus bis in den Kopflappen hinein statt.

C. Betrachtungen zur Autotomie des Kopflappens bei Echiurus.

Der *Echiurus* ist befähigt, den Kopflappen abzuwerfen. Man bezeichnet diesen Vorgang mit dem Namen Autotomie. Wir haben gesehen, daß der Kopflappen an unserem Neapler Tier fehlt und bereits auf S. 14 erörtert, daß hier offenbar während des Fanges Autotomie stattgefunden hat. SPENGEL hat (1912a) dieser Erscheinung besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Er hat die Abwerfungsstelle bei *E. echiurus* festgelegt und den Mechanismus auf Grund sorgfältigen anatomischen Studiums aufgeklärt. Nach seinen »Befunden ist die Abwerfungsstelle eine ringförmige Zone, in der eine weitgehende Verdünnung der Muskelschichten besteht« (1912, S. 374). Er hat festgestellt, daß mit dem Kopflappen auch der Mund, die Mundlippe, der vorderste Teil des Darmes, nämlich die Mundhöhle und auch die Verzweigungsstelle des Bauchmarkes und des Bauchgefäßes abgeworfen wird. Die von ihm gefundene Autotomiestelle liegt hinter den genannten Bildungen.

Wenn wir mit diesen Angaben die Organisation der Larve vergleichen, können wir ohne weiteres eine wichtige Beziehung feststellen. Die Region der Mundlippe ist, wie wir nachweisen konnten, mit der Region des Perimetastomiums identisch, dessen larvalen Charakter wir an den Metamorphosestadien festgestellt haben. Dadurch wird der Vorgang der Autotomie in ein neues Licht gerückt:

Denn es ist nun festgestellt, daß bei der Autotomie der larvale Teil des *Echiurus*körpers, der Kopflappen samt Mund, Schlundring und dem vordersten Stück des Bauchmarks abgeworfen wird und — vorläufig müssen wir sagen: ungefähr nur das, was entwicklungsgeschichtlich der Rumpfanlage des Wurmes, dem Soma, entspricht, als regenerationsfähiger Körper zurückbleibt. Es wird Aufgabe der Vergleichung sein, festzustellen, ob die Autotomiestelle sich genau mit der Grenze zwischen Perimetastomium und Soma deckt.

Eine solche Vergleichung, die wir im folgenden genauer zu führen versuchen, ist allerdings nur mit Vorbehalt anzustellen. SPENGEL hat (1912b, S. 199) in seiner systematischen

Revision der Gattung *Echiurus* darauf hingewiesen, daß der *E. echiurus* der Nordsee sich in seiner Entwicklung von der Neapler Form wesentlich unterscheiden muß. Wir haben darüber bereits S. 46 berichtet und ich kann auf die dort zitierten Stellen der SPENGELschen Arbeit verweisen. Die von uns angestellten Erörterungen über die morphologische Ausbildung der Autotomiezone, wie sie *E. echiurus* besitzt, und der Vergleich mit der Larvenorganisation der Neapler Spezies *E. abyssalis* hat demgemäß nur Geltung, wenn sich herausstellt, daß die Entwicklung beider Formen in dieser Hinsicht prinzipiell gleich verläuft, wenn ganz besonders sich auch bei *E. echiurus* die Bildung der verschiedenen imaginalen und larvalen Körperabschnitte wird feststellen lassen. Es erhellt daraus ohne weiteres, daß das Studium der Entwicklung des *E. echiurus* auch in dieser Hinsicht eine lohnende Arbeit sein wird.

Ich gehe nun im folgenden zur eingehenderen Betrachtung über. Die SPENGELsche Auffassung, daß sich die Autotomie auch »auf einen Teil des Rumpfes miterstreckt« (1912a, S. 348), ist nach dem oben Gesagten zu berichtigen. Nicht auf einen Teil des Rumpfes in entwicklungsgeschichtlichem Sinn des Soma erstreckt sie sich. Das mit abgeworfene Stück des Rumpfes gehört diesem wohl äußerlich an, muß aber nach der Entwicklung der inneren Organisation zum vorderen larvalen Abschnitt gerechnet werden. Es ist von großem Interesse, zu sehen, daß die Scheidung des Körpers in einen vorderen und hinteren Teil in Hinsicht auf die Autotomiestelle mit der Scheidung auf Grund der Entwicklung in einen larvalen und einen imaginalen Teil gut übereinstimmt. Man vergleiche dafür die folgenden aus der SPENGELschen Arbeit zitierten Sätze mit meinen Beobachtungen, die ich hier nur kurz zu wiederholen brauche. »Nach meinen oben mitgeteilten Befunden«, sagt SPENGEL, »ist die Abwerfungsstelle eine ringförmige Zone, in der eine weitgehende Verdünnung der Muskelschichten besteht« (1912a, S. 374), die zu erheblichem Teil auf der totalen Unterbrechung der Schrägmuskellage und auf einer Schwächung der Längsmuskulatur beruht. Es wurde oben schon erwähnt, daß oberhalb dieser Stelle bereits in der Metamorphose die Längsmuskulatur sich unregelmäßig fächerförmig ausbreitet, und daß insbesondere die Schrägmuskulatur an dieser Stelle aufhört — beides Merkmale der Übergangsstelle zwischen Soma und Perimetastomium.

Vor der Autotomiestelle liegt der SPENGELschen Beschreibung zufolge eine starke Ringmuskulatur. Er nimmt an, daß die Autotomie durch die Kontraktion dieser Muskulatur eingeleitet wird. »Die Folge davon ist eine Zerreißung der Längsmuskelfasern, der dann die Trennung der Bündel der geschwächten Ringfaserschicht folgen wird. Die weitere Zerreißung des Darmes wird um so leichter eintreten müssen, als diese im Bereiche des Pharynx erfolgt, und zwar ganz dicht hinter der Mundhöhle, wo die Längsmuskelschicht ungemein schwach ist. Auffallend ist natürlich dabei, daß selbst das doch relativ dicke und feste Bauchmark der Durchtrennung anscheinend kein erhebliches Hindernis entgegensetzt . . . Daß das wichtigste Moment in dieser Autotomie die Zerreißung der Längsmuskulatur ist, die allein geeignet sein könnte, einen festen Zusammenhang von Rumpf und Kopflappen darzustellen, liegt auf der Hand« (l. c. S. 374f).

Über die Herkunft dieser die Autotomie herbeiführenden Ringmuskulatur können wir leider keine Angaben machen*). Sie fehlt bei unserem jungen *E. abyssalis*. Trotz dieser Lücke aber und der damit gegebenen Schwierigkeit möchte ich annehmen, daß zwischen der Autotomiestelle und der hinteren Grenze des Perimetastomiums eine enge Beziehung besteht, daß sie ziemlich genau aufeinander fallen. Man darf darnach wohl vermuten, daß bei dem Zustandekommen der Fähigkeit des Autotomierens die larvale Organisation von wesentlicher Bedeutung gewesen ist. Die Grenze zwischen Metastomium und Soma war für die Ausbildung der Stelle geringsten Widerstandes prädestiniert: dies einerseits dadurch, daß in den Verwandlungsstadien und dem jungen Wurm die Schrägmuskulatur an dieser Zone endet, und andererseits dadurch, daß hier die Längsmuskulatur, da sie sich im Kopflappen locker ausbreitet und — wenigstens in den Metamorphosestadien — an Faserzahl abnimmt, im Vergleich zu ihrer Entwicklung im Rumpf eine erhebliche Schwächung erfährt. Es geht somit die Autotomie auf Organisationsverhältnisse der Larve zurück, statt, wie zu erwarten wäre, auf solche des fertigen Tieres, wenn auch die Ausdifferenzierung erst nach der Metamorphose einsetzt. Die Ausbildung der Autotomiezone hat damit nicht den rein sekundären Charakter, den ihr SPENGEL beilegt (1912a, S. 375).

So läßt uns unsere Annahme, wenn sie wirklich zutrifft, auch einen gewissen Einblick in das Zustandekommen dieser Autotomie tun. Es handelt sich bei ihr nicht um eine Anpassung schlechtweg; sondern, wenn man es so ausdrücken will, um eine teilweise zufällig erworbene Fähigkeit, um eine Anpassung, deren Zustandekommen nicht nur in ihrer »Zweckmäßigkeit« begründet liegt. Wäre nur diese maßgebend gewesen, so hätte wohl ein Mechanismus, bei dem der Kopflappen vor dem Munde abgeworfen wird, seinen Zweck besser erfüllt, denn es würde in diesem Fall dem Tier die Regeneration einer Reihe von Organen (Mundhöhle, Mundlippen, Vorderende des Bauchmarks und Bauchgefäßes) erspart geblieben sein. Die larvale Organisation aber hatte dazu geführt, daß, wenn man so sagen darf, nicht der Weg der **besten** Anpassung eingeschlagen wurde oder eingeschlagen werden konnte, daß vielmehr ein anderer für das Tier gleichsam kostspieligerer Modus der Autotomie erreicht wurde.

Es ist nach dieser Erörterung vielleicht erlaubt, noch einen Blick auf die übrigen Echiuriden zu werfen. Auch dafür liefert uns SPENGELS verdienstvolle Arbeit das Material. Es hat, soviel aus der Literatur zu ersehen ist, weder *Bonellia* noch *Thalassema* die Fähigkeit, den Kopflappen in gleicher Weise wie *Echiurus* abzuwerfen. SPENGEL hat, was in diesem Sinne spricht, bei diesen Formen auch keine für die Autotomie besonders differenzierte Zone wie bei *Echiurus* gefunden (vgl. seine Arbeit 1912a, S. 346). Ferner fehlt wohl bei *Bonellia* sicher ein Diaphragma. Das geht aus SPENGELS Angaben hervor und stimmt mit meinen Untersuchungen überein. Das Diaphragma der *Thalassema* hat nicht die typische Ausbildung

*) Sie ist nach SPENGEL der Schrägmuskulatur homolog. Ich konnte auf Grund meines Materials diese Frage nicht entscheiden, möchte sie aber eher verneinend beantworten. Es ließen sich übrigens, auch wenn SPENGELS Annahme zutrifft, trotzdem die Überlegungen aufrecht erhalten, die uns zu einer Identität der Autotomiestelle mit der vorderen Grenze des ursprünglichen Somas geführt haben.

des Echiurus-Diaphragmas. Soweit also unsere Kenntnisse reichen, geht die Fähigkeit der Autotomie dem Besitz eines Diaphragmas parallel, d. h. beide sind auf *Echiurus* beschränkt*). Die Entwickelungsgeschichte gibt auch dafür vielleicht eine Begründung. Bei *Bonellia* finden wir, soweit unsere Kenntnisse reichen, nicht den durch das Diaphragma betonten scharfen Gegensatz eines larvalen oder stark larval bleibenden vorderen Abschnittes und einer hinteren Rumpfanlage. Damit fehlt offenbar die Vorbedingung einer Ausbildung einer Autotomiezone und so auch die Vorbedingung für die Fähigkeit des Autotomierens selbst. Dennoch aber hat sich auch bei *Bonellia* die Fähigkeit, das Vorderende zu regenerieren, entwickelt. Sie regeneriert aber den Kopflappen an jeder beliebigen Stelle. Der Gegensatz verdient Interesse: Es versteht sich von selbst, daß eine solche Fähigkeit bei *Bonellia* mindestens ebenso wichtig wie bei *Echiurus* sein muß, wenn man die Länge und die für die Nahrungsaufnahme unentbehrliche und besonders differenzierte Funktion des Kopflappens der *Bonellia* berücksichtigt. Da aber — es ist vielleicht erlaubt einen solchen kausalen Zusammenhang vermutungsweise aufzustellen — bei *Bonellia* die Grundlage zur Entwicklung einer besonders angepaßten Autotomiezone während der Larvenentwicklung fehlte, hat sich bei dieser Form die Fähigkeit, den Kopflappen zu regenerieren, anders entwickelt.

Über den Regenerationsprozeß bei *Echiurus* existieren meines Wissens noch keine Untersuchungen. Es wäre ohne Zweifel der Mühe wert, darüber Beobachtungen anzustellen und festzustellen, in welcher Weise die vorhandenen Gewebe am Regenerat beteiligt sind.

D. Vorläufige phylogenetische Betrachtungen.

(Über die Beziehungen zwischen Mesenchym, Blastocöl und Protonephridien, zwischen Mesenchym und Gefäßsystem und zwischen Mesenchym und Muskulatur.)

Wie aus unseren entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen wiederholt hervorgegangen ist, spielt das Mesenchym in der *Echiurus*-Entwicklung und -Metamorphose eine sehr bedeutende Rolle. Dies wird aufs schlagendste dadurch bewiesen, daß drei Organsysteme mesenchymatischen Ursprungs sind oder zum mindesten in engster Beziehung zum Mesenchym stehen, nämlich die Protonephridien, das Blutgefäßsystem und der größere Teil des Hautmuskelschlauchs. Man wird dadurch zur Frage der Bedeutung des Mesenchyms in der *Echiurus*-Organisation überhaupt geführt, dies noch um so mehr, als es in der Larve selbst eine charakteristische Ausbildung in Form einer wohlumschriebenen Mesenchymmembran erhält. Es wird durch diese Membran einerseits und das Ektoderm andererseits ein besonderer Raum abgegrenzt, den wir als Mesenchymraum bezeichnet haben.

---

*) *Urechis chilensis* (früher *Echiurus chilensis*) wirft den Kopflappen nicht ab und besitzt, soviel aus SEITZ (1907) zu ersehen ist, kein Diaphragma.

1. Die morphologische Bedeutung des Mesenchyms.

Um die morphologische Bedeutung des Mesenchyms in der Entwicklung der *Echiurus*-Larve zu bewerten, verdient der genannte Mesenchymraum und seine Weiterentwicklung unser besonderes Interesse*).

In den jüngsten Larven (Fig. 32), vor der Ausbildung der Mesenchymmembran reicht das Blastocöl bis an das Ektoderm und ist selbst nur von wenig zahlreichen Mesenchymzellen ziemlich gleichmäßig durchsetzt. Die Mehrzahl dieser Zellen verbindet sich, wie wir gesehen haben, in der weiteren Entwicklung zur Mesenchymmembran und damit wird der Mesenchymraum gegen das Blastocöl hin dauernd abgegrenzt. Er wird aber doch, wenn auch der größte Teil der Mesenchymzellen zur Bildung der Membran Verwendung fand, noch von zerstreuten Mesenchym-Elementen durchquert. Dementsprechend berichtet auch Hatschek (1880, S. 8), die Mesenchymmembran sei »noch durch zahlreiche feine verästelte Fäden« mit der äußeren Haut verbunden. Das Blastocöl selbst ist dann, wenn auch nicht zellenlos, so doch ganz zellenarm.

Dieser Zustand bleibt beinahe stationär bis zum Höhepunkt der Larvenentwicklung — man vergleiche Fig. 37 und 65. Es sind auch dort erst relativ wenige Zellen im Mesemchymraum zerstreut, nur wenig mehr als im Blastocöl selbst. Es ist aber doch ein Unterschied zwischen beiden Räumen, der deutlich bei der Färbung der Totalpräparate oder Schnitte mit einem Plasmafarbstoff hervortritt. Der Mesenchymraum behält bei der Differenzierung eine deutliche Färbung, auch dort, wo keine Zellen liegen, während zu gleicher Zeit das Blastocöl vollkommen klar wird. Man muß daraus wohl auf die Gegenwart einer gallertartigen Masse im Mesenchymraum schließen. Er wird von ihr ausgefüllt und es ist anzunehmen, daß gerade dadurch die merkwürdige Lage der Mesemchymmembran in gleichmäßigem typischem Abstand vom Ektoderm beruht.

In späteren Stadien, mit Beginn der Metamorphose bekommt der Mesenchymraum den Charakter eines deutlichen Gewebes. Zellen und Fibrillen mehren sich. Wir haben nun einen lockeren, aber doch immer noch ziemlich zellenarmen, von Muskelfibrillen durchsetzten Komplex vor uns, der den ganzen Raum zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran ausfüllt. Die Membran als solche hebt sich in diesen Stadien vom Ektoderm eher etwas weniger als früher ab. Als Beleg können zahlreiche Figuren dienen: Fig. 89b, 91, 97 und 99.

In diesem Zustand kann der Mesenchymraum nicht mehr als Hohlraum aufgefaßt werden: die Frage aber ist, ob er in früheren Stadien als solcher aufgefaßt werden muß, solange er nur wenige zellige Elemente und sonst nur Gallertsubstanz enthielt. Mit Sicherheit ist diese Frage kaum zu entscheiden. Wir werden aber in den folgenden Ausführungen den Mesenchymraum als Gewebe betrachten, dessen Charakter allmählich deutlich hervortritt. Als

*) Ich werde die hier folgenden kurzen Betrachtungen, die vorläufig nur den Wert eines Arbeits-Gesichtspunktes haben, im II. Bande der Monographie versuchen weiterzuführen.

Blastocöl ist bei dieser Auffassung nur der innerhalb der Mesenchymmembran gelegene Raum anzusehen.

Aus der gemachten Annahme ergibt sich eine neue Auffassung vom Bau der Larve, die sich wie folgt charakterisieren läßt: Die Larve besitzt eine äußere ektodermale Wand. An diese schließt sich ein umfangreiches primäres Mesenchymgewebe*); dieses umfaßt ein geräumiges Blastocöl. Nach dem Gesagten ist dabei die Annahme eines Mesenchymgewebes nur für die jungen und mittleren Larvenstadien von strittiger Berechtigung. Vom Beginn der Metamorphose an entspricht sie genau dem tatsächlichen Verhalten.

Es ist naturgemäß auf diese Formulierung hin sofort die Frage zu stellen, ob wir in der Mesenchymschicht ein phylogenetisch altes oder neuerworbenes Merkmal zu sehen haben, denn es liegt der Vergleich mit den niederen Würmern nahe, bei denen wir einen ganz vom Parenchym ausgefüllten Körper ohne ein Blastocöl haben. Der Unterschied zwischen ihnen und der *Echiurus*-Larve läge, wenn die Mesenchymschicht palingenetisch zu deuten ist, darin, daß diese in ihrem mesenchymatischen Gewebe noch ein Blastocöl ausgebildet hat**). Wir werden im folgenden zu zeigen versuchen, daß dieser Auffassungsweise, so hypothetisch sie auch sein mag, dennoch ein gewisser heuristischer Wert innewohnt, indem von diesem Standpunkt aus die Beziehungen des Mesenchyms zu drei wichtigen Organsystemen (Protonephridien, Blutgefäße und Muskulatur) gemeinsame Züge aufweisen.

Hatschek hat dem Mesenchym keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Er legt der Mesenchymmembran nur eine untergeordnete morphologische Bedeutung bei. Dies zeige »die Entwicklung und das definitive Schicksal« (1880, S. 29). Unsere Untersuchung hat demgegenüber gezeigt, daß sowohl das Schicksal der Mesenchymmembran höchst bedeutsam ist durch den Anteil an mehreren Organen, und daß ihre eigene spätere Entwicklung anders verläuft, als Hatschek und Salensky annahmen, indem sie ein umfangreiches Gewebe sowohl im Kopflappen wie im Rumpf produziert. Wir werden nun der Reihe nach die Beziehungen des Mesenchyms zu den genannten Organen erörtern

2. Über die Beziehung der Protonephridien zum Mesenchym.

Aus den auf S. 104 und 137 ff. gemachten Angaben geht hervor, daß die Protonephridien in enger Beziehung zu dem primären Mesenchym und zur Mesenchymmembran selbst stehen. Wir haben S. 104 wahrscheinlich gemacht, was nach unseren Kenntnissen über die Entstehung

*) Es sei betont, daß dieses Mesenchym als Ektomesoderm zu betrachten ist. Vergleiche die auf S. 75 referierten Beobachtungen von Torrey (1903) an *Thalassema*. Ein Nachweis dieser für unsere weiteren Ausführungen fundamental wichtigen ektodermalen Herkunft steht uns für *Echiurus* selbst leider nicht zur Verfügung, da die hierfür nötigen Stadien vollkommen fehlen.

**) Man sollte, wenn die Mesenchymschicht einen phylogenetisch alten Charakter hat, zunächst erwarten, daß gerade die jüngsten Larven die höchste Mesenchymentwicklung zeigen, wogegen die Beobachtungen das Gegenteil erkennen lassen. Mir scheint die daraus ableitbare Folgerung, die starke Mesenchymentwicklung könne infolgedessen nur sekundäre Bedeutung haben, nicht zwingend, besonders dann nicht, wenn man die Trochophora-Larvencharaktere

der Protonephridien überhaupt zu erwarten war, daß die Solenocytenzellen selbst Mesenchymzellen sind. Weiter wurde (S. 137) festgestellt, daß sich das Protonephridium nur in dem zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran gelegenen Bereich ausbreitet. Das heißt aber nach der von uns gegebenen Deutung dieses Bereiches nichts anderes, als daß das larvale Exkretionssystem auch topographisch dem Mesenchym angehört. Daran ändert auch die Beobachtung nichts, daß ein Teil der Solenocyten wohl an der inneren Seite der Mesenchymmembran liegen, also in direkter Beziehung zum Blastocöl stehen kann.

Wir kommen damit zu der Konsequenz, daß bei *Echiurus*, wo neben einem geräumigen Blastocöl auch ein umfangreiches Mesenchymgewebe vorhanden ist, die Protonephridien ihren Sitz und ihre Ausbreitung im Mesenchym haben; damit würde die Entwicklung des Mesenchyms*) und die Beziehung zwischen dem Mesenchym und dem larvalen Exkretionssystem in der *Echiurus*-Larve an die Verhältnisse der heutigen Platoden erinnern.

Die andere Möglichkeit wäre die, daß der eigentümliche Zusammenschluß der Mesenchymzellen zu einer Membran neu erworben ist, und es wäre denkbar, daß in diesem Fall die Protonephridien ganz von selbst sich an der Mesenchymmembran ausbreiten müssen, die ihnen die weitere Ausbreitung ins Blastocöl verwehrt. Es wäre in diesem Fall die Ausbreitung der Solenocytenbüschel an der Mesenchymmembran eine völlig sekundäre Erscheinung.

3. Über die Beziehung des Mesenchyms zum Blutgefäßsystem.

Das wesentliche Ergebnis über die Entwicklung des Blutgefäßsystems lag in folgenden Nachweisen:

1. Das Darmgefäß entsteht als Darmblutsinus, als Raum zwischen dem Darmentoderm und der Splanchnopleura. Sein Lumen ist also ein Teil des Blastocöls.

2. Das ventrale Längsgefäß entsteht — wenigstens mit Wahrscheinlichkeit — aus dem Mesenchymgewebe, unter Beteiligung des Mesoderms.

3. Die Mesenterialgefäße bilden ein sekundäres Lumen. Die Gefäßwandung entsteht aus dem sekundären Mesoderm.

4. Die Kopflappen entstehen aus dem Mesenchym, der Wandung und dem Lumen nach. Die Frage der Herleitung der Gefäßlumina spielt in der Literatur eine bedeutende Rolle. Ich möchte diese Frage hier nur kurz berühren; im zweiten Band werden wir Gelegenheit haben, eingehender auf dieses Problem zurückzukommen. Nach den Anschauungen

---

überhaupt als sekundär und nicht (entsprechend der Trochophora-Theorie HATSCHEKs) als palingenetisch betrachtet. Man wird übrigens, auch wenn der eigentümlichen Bildung der Mesenchymmembran als solcher kein primärer Wert zuzuerkennen ist, dem starken Anteil des Mesenchyms an so zahlreichen Vorgängen in der *Echiurus*-Entwicklung eine ursprüngliche Bedeutung kaum abstreiten können.

*) Voraussetzung ist der primäre, ektomesodermale Charakter des Mesenchyms, wie er aus TORREYs Beobachtungen (1903) hervorgeht. Vgl. erste Fußnote S. 222.

verschiedener Autoren, wie sie auf vortreffliche Art in Langs »Beiträgen zu einer Trophocöltheorie« (1903) zusammengestellt sind, leiten sich die Gefäße entweder vom Blastocöl oder von Räumen ab, die als Laknuen im Mesenchym entstehen. Übereinstimmend wird von den Autoren außerdem ein besonderer Darmblutsinus gemeldet, der durch Auseinanderweichen der Darmwand und der sie bedeckenden Splanchnopleura entsteht. Als Wandungen für die Gefäße kommt nicht ein besonderes Endothel, sondern einerseits (beim Darmblutsinus) die entodermale Darmwand und die Splanchnopleura, in anderen Fällen das Mesenchym und das Mesoderm in Betracht. Unsere Beobachtungen am *Echiurus* liefern eine Bestätigung für die, wie man sieht, von allen Autoren an zahlreichen Anneliden übereinstimmend gemachte Feststellung der Entstehung des Darmblutsinus. Er ist ein Spaltraum zwischen Splanchnopleura und Darmwand. Dasselbe ist übrigens für die *Echiuriden* schon längst durch Spengel (1879) bei *Bonellia* festgestellt worden. Ferner sind sie eine sehr beweiskräftige Bestätigung des ebenfalls von allen Autoren vertretenen Satzes, daß die Hohlräume der Gefäße keinesfalls dem Cölom angehören. Kein einziges Blutgefäßlumen des *Echiurus* gliedert sich vom Cölom ab.

Die Frage nach der Rolle des Blastocöls aber bildet den kritischen Punkt, in dem auch die Auffassungen der oben zitierten Autoren auseinanderstreben. Sie läßt sich für unseren Fall wie folgt formulieren: Gehen die Blutgefäße, alle oder wenigstens einzelne aus einem typischen Blastocöl hervor, oder gehen sie aus einem Mesenchym hervor, und hat eine Entscheidung im einen oder anderen Sinne phylogenetischen Wert?

Wie wir gesehen haben, entstehen die Lumina, die Wandungen (übrigens auch die Blutzellen) eines Teiles der Blutgefäße bei *Echiurus* sicher aus dem mesenchymatischen Gewebe. Es sind dies einwandfrei die Kopflappengefäße. Unsere Frage spitzt sich also hier nur noch darauf zu, welchen morphologischen Wert das mesenchymatische Gewebe besitzt, und diese Frage habe ich im ersten Kapitel dieses Abschnittes erörtert. Ich habe dort dargelegt, daß man nach Torrey (1903) das Mesenchym als Ektomesoderm, d. h. als primär betrachten muß — Torreys Beobachtungen als zutreffend genommen — und daß man den zwischen Ektoderm und Mesenchymmembran gelegenen »Raum« als Mesenchymgewebe betrachten kann. Wir haben allerdings bemerkt, daß diese Auffassung für die jüngeren Larvenstadien noch einige Bedenken hat, weil dieses Mesenchym in den jüngeren Larvenstadien noch so zellenarm ist, daß man eher von einem durch die Mesenchymmembran vom Blastocöl abgetrennten Hohlraum sprechen möchte. Für uns aber ist hier ausschlaggebend, und das muß ganz besonders betont werden, daß in den späteren Stadien, mit denen die Entwicklung der Gefäße überhaupt erst beginnt, über den gewebeartigen Charakter kein Zweifel mehr bestehen kann. Der »Mesenchymraum« ist im Stadium der Gefäßbildung ganz zweifellos ein lockeres Gewebe. Man vergleiche dafür Fig. 89, 97 u. a. Also kann man mit völliger Sicherheit sagen, daß die Kopflappengefäße innerhalb des primären Mesenchyms entstehen, und zwar in einem Fall (Dorsalgefäß) durch Lakunenbildung, im anderen (seitliche Kopflappengefäße) durch Abfaltung einer hohlen Rinne, aus der bald ein geschlossenes Rohr wird.

Ähnliches ist von dem Bauchgefäß des Rumpfes zu sagen, mit der Beschränkung, daß

hier die Beteiligung des Mesenchyms doch nicht so ganz über jeden Zweifel erhaben ist, und deshalb auch die Folgerungen mit einer gewissen Reserve zu betrachten sind. Außerdem aber ist für dieses Gefäß noch darauf hinzuweisen, daß seine Bildung nicht unabhängig vom sekundären Mesoderm vor sich geht. Vielmehr liefert die Somatopleura hier den Hauptbestandteil der Gefäßwandung, so daß ein gemischter Fall vorliegt: das ventrale Blutgefäß entsteht in dem mesenchymatischen Gewebe, welches den Spaltraum zwischen den beiden Blättern des ventralen Mesenteriums dem Bauchmark entlang ausfüllt, aber unter wesentlicher Beteiligunng des Mesoderms. Dieser Fall ist uns um so wichtiger, als es sich dabei um ein Gefäß des Rumpfes handelt, welches man dem ventralen Hauptgefäß der Anneliden homolog setzen darf.

Ein besonderer Fall endlich ist derjenige der Mesenterialgefäße. Ihr Lumen wird ursprünglich als Rest des Blastocöls zwischen den Mesenterien zu denken sein. Die Entwicklung ist aber in der Folge dadurch verschleiert worden, daß sie jetzt zuerst als solide Stränge gebildet werden, deren Hohlraum erst sekundär entsteht.

Wir sehen aus dieser Betrachtung, daß die einzelnen Blutgefäße in ihrer Entstehung verschiedenen Typen folgen*), die den verschiedenen oben genannten Anschauungen über Gefäßbildung entsprechen. Man kann sich der Vermutung nicht entziehen, daß diese Beziehungen phylogenetischen Wert besitzen: Es scheint im *Echiurus* ein Fall vorzuliegen, wo ein umfangreiches primäres Mesenchym klar nachzuweisen ist, wo aber außerdem ein Blastocöl und ein Cölom angelegt wird. Dadurch, daß die einen Blutgefäße in diesem Mesenchym entstehen, bietet der Fall eine gewisse Parallele zu niederen Wurmtypen (Nemertinen) und ein Beispiel für diejenige Hypothese (Lang), wonach bei den Vorfahren der Anneliden, die bei den Plathelminthen zu suchen wären und kein Blastocöl besitzen, die Gefäße als Lakunen im Mesenchym entstehen.

4. Über die Beziehung des Mesenchyms zur Rumpfmuskulatur.

Die im eben geschlossenen Abschnitt entwickelte Auffassung gipfelt darin, daß es Merkmale gibt, auf Grund deren man dem *Echiurus* eine primitivere Stellung einräumen müßte, als dies bisher auf Grund vor allem der Hatschekschen Arbeit geschehen ist. Das stärkste Argument für diese Ansicht wurde jedoch noch nicht angeführt: es ist die mesenchymatische Herkunft des größten Teiles der Rumpfmuskulatur. Schon im speziellen Kapitel (S. 129) wurde darauf großes Gewicht gelegt. Dadurch, daß nicht nur die äußere Ringmuskulatur, sondern auch die Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauches aus dem Mesenchym entsteht, wird ein tiefer greifender Gegensatz geschaffen zwischen *Echiurus* einerseits und den Anneliden andererseits, deren Längsmuskulatur typisch mesodermaler Herkunft ist. Es ist kein Zweifel, daß

*) Über die Entstehung der Blutzellen werde ich im zweiten Band berichten, wenn zu den Beobachtungen über *Echiurus* noch diejenigen an *Bonellia* gekommen sein werden.

die mesenchymatische Entstehung die ursprünglichere ist, da ganz allgemein das primäre Mesenchym — um ein solches handelt es sich hier*) — gegenüber dem sekundären Mesoderm einen primitiveren, man kann wohl sicher sagen, phylogenetisch ursprünglicheren Charakter hat. Es nähert sich damit die Entwicklungsweise des *Echiurus*, trotzdem dieser eine Trochophora und insbesondere während der Verwandlung durch die Anordnung des Pigments. der Bewimperung und der Analborsten Charaktere einer gewissen Segmentierung besitzt, der Entwicklung niederer Würmer, wie sie in den Turbellarien verkörpert sind.

E. Anhang: Die Zugehörigkeit der Echiurus-Larve des Mittelmeeres zur Spezies E. abyssalis Skor.

Im Anschluß an die auf S. 204 gegebene Zusammenfassung der während der Metamorphose vor sich gehenden Entwicklung mögen der Vollständigkeit halber hier die Argumente zusammengestellt sein, die für die Zugehörigkeit der von uns untersuchten Larve zu der *Echiurus*-Spezies des Mittelmeeres, zu *E. abyssalis* sprechen.

Die besten Argumente liefert die Vergleichung des Vorkommens. *E. echiurus* ist nur aus nördlichen Meeren und nur als Litoralform bekannt. Eine andere Spezies als *E. abyssalis* ist im Mittelmeer bisher nicht gefunden. Es ist allerdings auffallend, daß das erwachsene Tier nur in seltenen Exemplaren erbeutet wurde, während die Larven oft in großer Zahl auftreten. Da aber *E. abyssalis* eine Tiefenform ist (vgl. S. 48), wird man darin keinen wichtigen Einwand sehen dürfen. Mit dem Tiefencharakter des erwachsenen Tieres stimmt auch die Tatsache, daß die alten Larvenstadien vorzugsweise zum Tiefenplankton gehören, gut überein.

Es ist außerdem hervorzuheben, daß das Auftreten der Larven mit der Reifezeit des erwachsenen Tieres übereinstimmt. Die drei Neapler Exemplare, deren Nephridien reife Geschlechtsprodukte enthielten, wurden im Frühjahr in denjenigen Monaten erbeutet, während welcher auch die Larven gefunden werden. Das von Sluiter (1912) von den Balearen erwähnte Exemplar mit leeren Nephridien aber wurde am 14. Mai (1912) gefangen, zu einer Zeit also, wo Larven nicht mehr vorkommen.

Außer diesen Argumenten sind für die Identität der Larve mit dem erwachsenen *E. abyssalis* folgende sechs auf gemeinsamen Organisationsmerkmalen beruhende bessere oder schlechtere Gründe aufzuführen:

Die sich verwandelnde Larve ist ebenso wie der erwachsene *E. abyssalis* durch größere Hautpapillen ausgezeichnet, als sie *E. echiurus* besitzt.

Das Diaphragma ist in den alten Metamorphosestadien gleich wie im erwachsenen *E. abyssalis*-Tier ausgebildet. Bei der erwachsenen Spezies *E. echiurus* aber ist die Topographie komplizierter. Das Argument ist natürlich nicht entscheidend, da eine kompliziertere Topo-

*) Vergleiche die Fußnote S. 228.

graphie nach der Metamorphose immer noch ausgebildet werden könnte. Für die abweichende Lage des Diaphragmas in der Larve, die sich übrigens von den Verhältnissen bei *E. echiurus* ebensosehr wie von denjenigen bei *E. abyssalis* unterscheidet, ist auf S. 181 eine Erklärung gegeben.

Das Bauchmark zeigt in manchen, wenn auch nicht allen alten Larven Anschwellungen (= Anhäufungen von Ganglienzellen); wir haben erwähnt, daß solche auch für die erwachsene Form *E. abyssalis* charakteristisch sind.

Das Darmgefäß der sich verwandelnden Neapler Larve stimmt mit dem Darmgefäß des erwachsenen *E. abyssalis* fast genau überein. *E. echiurus* aber besitzt in seinem, den Darm ganz lose umfassenden, gesonderten Gefäßring stark abweichende Verhältnisse.

Weiter ist zu erwähnen, daß das Hohlraumsystem des Blastocöls an der ventralen Fläche des Kopflappens, wie es bei *E. echiurus* ausgebildet ist, auch bei den älteren mediterranen Entwicklungsstadien fehlt, obgleich diese schon Wurmform und damit einen typischen Kopflappen besitzen. Das Argument ist jedoch deshalb nicht völlig zureichend, weil uns über den Bau des Kopflappens bei der erwachsenen Mittelmeerform jede Kenntnis fehlt.

Als allgemeines bei Larve und erwachsenem *E. abyssalis* ähnliches Organisationsmerkmal kann endlich auch die Dürftigkeit in der Ausbildung der Gewebe überhaupt bezeichnet werden, die sich in der Entwicklung des Hautmuskelschlauches, der Darm- und Gefäßwandungen des Bauchmarks äußert. *E. echiurus* hat verhältnismäßig mächtigere Gewebe.

Aus den übrigen Charakteren der Organisation lassen sich Argumente für die Identität der Larve mit dem erwachsenen *E. abyssalis* nicht gewinnen. Sie lassen sich ebensogut zu *E. echiurus* in Parallele stellen. Vielleicht würde die Ausbildung des Nebendarms in den ältesten Entwicklungsstadien sogar besser auf die Nordseespezies passen. Man wird aber sagen müssen, daß auf Grund der vorgebrachten Tatsachen die Zugehörigkeit der mediterranen Larve zur mediterranen erwachsenen Form eine sehr große Wahrscheinlichkeit besitzt.

Für die Zugehörigkeit zu einer anderen bisher bekannt gewordenen *Echiurus*-Spezies sind Gründe kaum vorhanden.

Literaturverzeichnis.

Für eingehende Nachweise der auf das Genus *Echiurus* speziell bezüglichen Literatur vergleiche man besonders Greeff (1879), Skorikow (1909) und Spengel (1912 b). — Mit * bezeichnete Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

Allen, E. J., & Nelson, E. W., 1910, On the artificial culture of marine plancton organisms. in: Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth, Vol. 8. — Auch in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 55.

Augener, H., 1903, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen nach Untersuchung der im Göttinger zoologischen Museum befindlichen Sipunculiden und Echiuriden. in: Arch. Naturg. 69. Jahrgang.

Baird, W., 1868, Monograph of the species of Worms belonging to the Subclassis Gephyrea etc. in: Proc. Z. Soc. London.

*——, 1873, Description of some new species of Annelida and Gephyrea in the collection of the British Museum. in: Journ. Linn. Soc. Z. XI.

Baltzer, F., 1912, Über die Entwicklungsgeschichte von *Bonellia*. in: Verh. D. Z. Ges. 22. Vers.

——, 1914, Entwicklungsgeschichte und Metamorphose des *Echiurus*. in: Verh. Schweiz. Nat. Ges.

van Beneden, E., 1883, Compte rendu sommaire des recherches entreprises à la station biologique d'Ostende pendant les mois d'été 1883. in: Bull. Acad. Sc., Belg. (3) T. 6.

***Bianchi, G.**, 1760 (unter dem Namen **Tanus Plancus**), De conchis minus nat., edit. alt. dupl. appendice aucta. Roma.

Brandt, J. F., 1835, Prodromus descriptionis animalium ab H. Mertensio in orbis terrarum circumnavigatione observatorum. Fasc. I. Petropolis.

Bütschli, O., 1910, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lief. Leipzig.

Collin, A., 1891, Über *Echiurus chilensis* Max Müller. in: Z. Anz. Bd. 14.

Conn, H. W., 1884, Life history of *Thalassema*. in: Stud. Biol. lab. Johns Hopkins Univ. Vol. III, 1884—87.

***Couthouy, J. P.**, 1838, Descriptions of new species of Mollusks and shells and remarks on several Polypi, found in Massachusetts Bay. in: Boston Journ. Nat. Hist. Bd. II.

Cuvier, G., 1817, Le règne animal distribué d'après son organisation. T. II.

Diesing, K. M., 1850—51, Systema helminthum. Vol. II. Vindobonae.

——, 1859, Revision der *Rhyngodeen*. Wien.

v. Drasche, R., 1880, Zur Kenntnis des Baues der Segmentalorgane bei Echiuren. in: Z. Anz. Bd. 3.

——, 1881, Über eine neue *Echiurus*-Art aus Japan nebst Bemerkungen über *Thalassema erythrogrammon* S. Leuckart von der Insel Bourbon. in: Verh. Z. Bot. Ges. Wien Jahrg. 1880.

Eisig, H., 1887, Monographie der *Capitelliden* des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr.

——, 1898, Zur Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden*. in: Mitt. Z. Stat. Neapel, Bd. 13.

Embleton, A. L., 1900, On the structure and affinities of *Echiurus unicinctus*. in: Trans. Linn. Soc. London (2) Vol. 8.

***Fabricius, O.**, 1780, Fauna Groenlandica, systematice sistens animalia Groenlandiae occidentalis. Hafniae et Lipsiae.

*Farran, 1851, Ann. Mag. Nat. Hist. (2) Vol. VII.

Farquhar, H., 1907, Note on the bipolarity of littoral marine faunas. in: Trans. Proc. New Zealand Inst. Vol. 39.

Fischer, W., 1895, Die Gephyreen des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. in: Abh. Nat. Ver. Hamburg Bd. 13.

——, 1896, Gephyreen. in: Ergeb. Hamburg. Magalhaensischen Sammelreise Bd. III.

Forbes, E., 1841, A history of British Starfishes and other animals of the class *Echinodermata*. London.

Forbes, E., & Goodsir, J., 1841, On the natural history and anatomy of *Thalassema* and *Echiurus*. in: Edinburgh New Phil. Journ. Bd. XXX.

Fraipont, J., 1887, Le genre *Polygordius*. Une Monographie. in: Fauna Flora Golf von Neapel 14. Monogr.

*Gadd, G., 1911, Verzeichnis der Gephyräen des Kola-Golfes und zwei neue Spezies der Phascolosomen. in: Trav. Soc. Nat. Pétersbourg Vol. 42.

*Gosse, Ph. H., 1855, A manual of marine zoology for the British Isles. London. Part. I.

Greeff, R. (in einem Teil des Textes irrtümlich Greef geschrieben), 1872, Über den Bau der *Echinodermen*. [Anhang über *Thalassema* Baronii.] in: Sitzungsber. Ges. Naturw. Marburg. Nr. 6.

——, 1874 (in einem Teil des Textes irrtümlich Greef geschrieben), Über die Organisation der *Echiuriden*. ibid. Nr. 2.

——, 1877, Über den Bau und die Entwicklung der *Echiuren*. ibid. Nr. 4 (auch Arch. Naturg. 1877).

——, 1879, Über den Bau der *Echiuren*. ibid. Nr. 4.

——, 1879, Die *Echiuren* (*Gephyrea armata*). in: Nov. Act. Leop. Karol. Akad. Bd. 41, Pars II.

——, 1879a, Über *Echiuren* und *Echinodermen*. ibid., auch Arch. Naturg. Bd. 46.

Guérin-Méneville, 1829—44, Iconographie du règne animal de G. Cuvier. T. II und III. Paris.

Hatschek, B., 1880, Über die Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* und die systematische Stellung der *Echiuridae* (*Gephyrei chaetiferi*). in: Arbeiten Z. Inst. Wien, Bd. 3.

——, 1876, Studien über die Entwicklungsgeschichte der *Anneliden*. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. ibid. Bd. 1.

——, 1894, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. in: Verh. D. Z. Ges. (Vers. zu Göttingen).

——, 1888—91, Lehrbuch der Zoologie. G. Fischer.

Hertwig, O. & R., 1881, Die Coelomtheorie (Studien zur Blättertheorie, Heft IV). in: Jena. Zeit. Naturw. Bd. 15.

*Horst, R., 1881, Die *Gephyrea*, gesammelt während der zwei ersten Fahrten des »Willem Bareuts«. I. Echiurida. in: Neederl. Arch. Z. Suppl.-Bd. I.

*Hutton, W. K., 1904, Index Faunae Novae-Zealandiae. London.

Jameson, L. H., 1899, Contributions to the anatomy and histology of *Thalassema Neptuni* Gaertner. in: Z. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 12.

Ikeda, J., 1905, The Gephyrea of Japan. in: Journ. Coll. Sc. Japan. Tokyo. Vol. 20.

Koren J. og Danielssen, D. C., 1876, Bidrag til de norske Gephyreers Naturhistorie. in: Nyt. Mag. Nat. XXI. Band.

—— ——, 1877, Contribution to the natural history of the Norwegian Gephyreae. Fauna littoralis Norwegiae, Part. III.

Krohn, A., 1842, Über den *Sternaspis thalassemoides*. in: Arch. An. Ghys. Jahrg. 1842.

Lamarck, J. B. de, 1818, Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres. T. V, I. Edit. Paris.

——, 1838, ibid. T. III, 2. Edit.

*Lameere, A., 1895, Manuel de la faune de Belgique. T. I.

Lang, A., 1903, Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. in: Jena. Zeit. Naturw. Bd. 38.

Lankester, E. Ray, 1881, On *Thalassema Neptuni* Gaertner. in: Z. Anz. Bd. 4.

*Levinsen, G. M. R., 1893, Annulata, Hydroidae, Anthozoa, Porifera. Det Videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden »Hauchs« Togter. I. 1883—86 Kjoebenhavn.

Lo Bianco, 1901, Le pesche pelagiche abissali eseguite dal Maia nelle vicinanze di Capri. in: Mitt. Z. Stat. Neapel, Bd. 15.

——, 1903, Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht »Puritan« nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. ibid. Bd. 16.

Lo Bianco, 1909, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. ibid. Bd. 19.
***Marenzeller**, 1878, Die Cölenteraten, Echinodermen und Würmer der k. k. Österreichisch-ungarischen Nordpol-Expedition Wien.
***Marion, A. F.**, 1883, Considérations sur les Faunes profondes de la Méditerranée d'après les dragages opérés au large des côtes méridionales de France. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Vol. 1.
Meisenheimer, J., 1910, Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. Protonephridien und typische Segmentalorgane. in: Ergeb. Fortschr. Z. Bd. 2.
Mettenheimer, C., 1854, Über den Bau und das Leben einiger wirbelloser Tiere aus den Deutschen Meeren. in: Abh. Senkenberg. Nat. Ges. Frankfurt. Bd. 1.
Metzger, A., 1873, Physikalische und faunistische Untersuchungen in der Nordsee während des Sommers 1871. in: Jahresb. Kommission z. Wiss. Unters. Deutsch. Meere. Kiel. Jahrg. I.
***Milne-Edwards, M.**, Les zoophytes. in: Cuvier, le Règne Animal distribué par son organisation. 3. Edit. Auch in: Abh. Senkenberg. Nat. Ges. Frankfurt Bd. 1.
***Müller, M.**, 1852, Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. Berlin. Dissert. inaug.
***Nordgaard, O.**, 1905, Hydrographical and biological Investigations in Norwegian Fjords.
Ostroumow, A., 1909, Über Gephyreen des Nord-Japanischen Meeres. in: Ann. Mus. Z. Acad. Sc. St. Petersbourg, Vol. XIV (russisch).
Pallas, P. S., 1766, Miscellanea zoologica. Hagae comitum.
——, 1774, Spicilegia zoologica quibus nova imprimis et obscurae animalium species iconibus descriptionibus atque commentariis illustrantur. Fasc. 10. Berolini.
Pourtalès, 1851, On the *Gephyrea* of the Atlantic coast of the United States. in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc. V. Meet.
Quatrefages, A. de, 1847, Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Memoire sur l'Echiure de Pallas (*Echiurus Pallasii*). in: C. R. Acad. Sc. Paris, T. 24.
——, 1847, Mémoire sur l'Echiure de Gaertner (*Echiurus Gaertneri*). in: Ann. Sc. Nat. (3) T. VIII.
——, 1865, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Paris.
Racovitza, E., 1896, Le lobe céphalique et l'encéphale des Annelides polychètes (anatomie, morphologie, histologie). in: Arch. Z. expér. (3) T. 4.
Rietsch, M., 1886, Étude sur les Géphyriens armées ou Échiuriens. in: Rec. Z. Suisse, Vol. 3.
Salensky, W., 1876, Über die Metamorphose des *Echiurus*. in: Morph. Jahrb. Bd. 2.
——, 1904, Morphogenetische Studien an Würmern. I. Über den Bau der *Echiurus*-Larve. in: Mém. l'Acad. Sc. St. Pétersbourg (8) Vol. 16.
——, 1904 a, Über den Bau des Prototrochs der *Echiurus*-Larven. in: C. R. 6. Congr. Internat. Z.
——, 1904 b, Über die Bildung des Mesoblastes bei den *Echiurus*-Larven. ibid.
——, 1908, Über die Metamorphose des *Echiurus*. in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg (6) Vol. II.
Sars, M., 1851, Beretning om en Sommeren 1849 foretagen zoologisk Reise i Lofoten og Finmarken. in: Nyt Mag. Nat., VI. Band.
Schmidt, O., 1854, Über Sipunculoiden. in: Zeit. Ges. Naturw. Bd. 3.
Seitz, Ph., 1907, Der Bau von *Echiurus chilensis* (Urechis n. g. chilensis). Z. Jahrb. Abt. f. An. Bd. 24.
Selenka, E., 1885, Report on the *Gephyrea*. in: Rep. Scient. »Challenger«. Vol. XIII.
Senna, A., 1908, Su una larva di *Echiurus* (E. abyssalis Skor.) del plancton di Messina. in: Monit. Z. Ital. Vol. XIX.
Shipley, A. E., 1902, On a collection of Echiurids (from the Loyalty Islands, New Britain and China Straits etc. in: Willey, Z. Res. based on material collected in New-Britain, New-Guinea, Loyalty Islands and elsewhere Vol. III.
***Shipley, A. E.**, 1899, On a collection of Echiurids from the Loyalty Islands, New Britain and China straits, with an attempt to revise the group and to determine its geographical range. ibid. Part. III. Cambridge.
Skorikow, A. S., 1905, Eine neue *Echiurus*-Spezies aus dem Mittelmeer in: Z. Anz. Bd. 29.
——, 1909, *Echiurini*, sous-famille des *Gephyrea armata*. Aperçu systematique et monographique. in: Ann. Mus. Z. Acad. St. Pétersbourg, Vol. 14.

Sluiter, C. P., 1912, Géphyriens (*Sipunculides* et *Echiurides*) provenant des campagnes de la Princesse-Alice (1898—1910). in: Rés. des camp. sc. accomplies sur son Yacht par Albert I. Monaco. Fasc. 36.

Spengel, J. W., 1879, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der *Bonellia*. in: Mitt. Z. Stat. Neapel, Bd. I.

——, 1880, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. II. Die Organisation des *Echiurus Pallasii*. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 34.

——, 1912a, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. III. Zum Bau des Kopflappens der armaten Gephyreen. ibid. Bd. 101.

——, 1912b, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. IV. Revision der Gattung *Echiurus*. in: Z. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 33.

Théel, Hj., 1906, Northern and arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum (Riksmuseum). 2. Priapulids, Echiurids. in: Svenska Vetenskap. Handl. Bd. 40.

Torrey, J. C., 1902, The early development of the mesoblast in *Thalassema*. in: Anat. Anz. Bd. 21.

——, 1903, The early embryology of *Thalassema mellita* (Conn). in: Ann. New York Acad. Sc. Vol. 14.

***Vanhöffen, E.**, 1897, Die Fauna und Flora Grönlands. Grönl. Expedition Ges. Erdkunde. Berlin 1891—93.

Wilson, Ch. B., 1900, Our North American Echiurids. A contribution to the Habits and Geographical Range of the Group. in: Biol. Bull. Vol. 1.

v. Wistinghausen, C., 1891, Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. in: Mitt. Z. Stat. Neapel Bd. 10.

Woltereck, R., 1902, Trochophorastudien. I. Über die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius*-Arten der Nordsee. in: Zoologica, Heft 34.

——, 1904, Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwicklung nach dem »Nordsee-« und dem »Mittelmeertypus«. I. in: Arch. Ent.-Mech. Bd. 18.

——, 1905, Wurm»kopf«, Wurmrumpf und Trochophora. in: Z. Anz. Bd. 28.

——, 1905a, Zur Kopffrage der *Anneliden*. in: Verh. D. Z. Ges. (15. Vers.).

Yatsu, N., 1904, On the use of »Sea lettuce« (Ulva) in orienting small objects for sectioning. in: Journ. Appl. Micr. Lab. Methods, Vol. VI.

Errata.

S. 2, 5. Zeile von oben; statt: entwicklungsgeschichtlichen lies: systematischen.

S. 6, 11. Zeile von oben: XXVIa fällt weg.

S. 34, 12. Zeile von oben; statt: Ansatzstelle lies: Ansatzstelle vermittelst Mesenterialband.

S. 90, 16. Zeile von oben; statt: diesen lies: diese.

S. 94, 14. Zeile von oben; statt: (*mzpfr*) lies: (*rmzpf*).

Abkürzungen.

Im Text:

EG = Entwicklungsgeschichtlicher Teil der zweiten Abteilung S. 56—227. — z. B. EG, I, D = Entw.gesch. Teil, I. Entwicklungsperiode; D. Bildungen des Mesenchyms und des Mesoderms. (S. 74 ff.)

[ ]: In eckige Klammern gefaßte Stellen sind von mir in Zitate eingeschobene Erklärungen oder Bemerkungen.

Tafel-Abkürzungen:

a After.
aab äußere Analborsten.
abl Analblasen.
abm Analborsten-Muskeln.
arm anale Ringmuskeln.
atr analer Wimperkranz.

b Borste.
bcc Cuticula des Borstensackes.
bept Borstensack-Epithel.
bgw Bindegewebe.
blc Blastocöl.
blz Blasenzelle.
blzk Kerne der Blasenzellen.
bm Bauchmark.
bm_1; bm_2 Bauchmark, rechte und linke Anlage.
bpm Basi-Parietalmuskel.
br Bauchrinne.
bs Borstensack.
bz Borstenbildungszelle.

ca Canal.
cc Cuticula.
cgl Cerebralganglion.
co Commissur.
coe Cölom.
cu Cutis.

di Diaphragma.
di_l linker Diaphragmazipfel.
di_{ph} Pharynxmesenterium (in Larven).
di_o oberes (rostrales) Blatt des Diaphragmas.
di_r rechter Diaphragmazipfel.
di_u unteres (caudales) Blatt des Diaphragmas.
dkg dorsales Kopflappengefäß.
dl Darmlumen.
dmg dorsales Mesenterialgefäß.
dmst dorsales Mesenterium.
dr Drüse.
drz Drüsenzelle.
dw Darmwand.

ekt Ektoderm.
ekt_1 larvales Ektoderm.
ekt_2 imaginales (Rumpf-)Ektoderm.
ent Entoderm.
ep oder *epd* Epidermis.
ept Epithel.
esph Episphäre.

fl Flimmerapparat.
flz Flimmerzelle des Flimmerapparates.
fr Frenulum.

gl Ganglion.
glz Ganglienzelle.

hd Hinterdarm.
hlm hinterer (hyposphäraler) Längsmuskel.
hr Hauptpapillenring.
hsph Hyposphäre.
hz Blutzelle.

iab innere Analborsten.
ibm Interbasalmuskel.
ig Darmgefäß.

kl Mitteldarmklappe.
kr Kropf, an den Larvenstadien: »Hals«.

l Mundlippe.
lm Längsmuskel.
lm[1] Muskeln des Längsmuskelbandes am Darm.
lmk Kern des Längsmuskels.
lmstr linker Mesodermstreifen.

m Mund.
md Mitteldarm.
mdw Mitteldarmwand.
mes Mesoderm.
mh Mundhöhle.
mstr Mesodermstreifen.
mtr Mundtrichter.
my Mesenchym.
mym Mesenchymmembran.
myr Mesenchymraum.
myz Mesenchymzelle.
mzpf Mesodermzipfel.

nd Nebendarm.
nf Nervenfaser.
no nervöses (Tast-)Organ.
nz Nervenzelle.

oe Ösophagus.
oegl Ösophagealganglium.
oek Ösophagealkammer.
oen_1, oen_2 Ösophagealnerven.
oerm ösophageale Ringmuskeln.
omy orales Mesenchym.

pa Papille.
pan Papillennerv.
ph Pharynx.
phmst Pharynx-Mesenterium.
pm Parietalmuskel.
PMSt Peri-Metastomium.
pn Protonephridium.
pnd Nephrodukt des Protonephridiums.
pon postoraler Ringnerv.
potr postoraler Wimperkranz.
pr Peritoneum.
prn präoraler Ringnerv.
prtr präoraler Wimperkranz.
PSt Prostomium.

ran, ran_1, ran_2 Radialnerven.
rekt Rumpfektoderm.
rk Rektalkammer.
rkw Rektalkammerwand.
rm Ringmuskel.
rmstr rechter Mesodermstreifen.
rmzpf rechter Mesodermzipfel.

Sc Solenocytenzellen.
schm Schrägmuskel.
schpl Scheitelplatte.
skg seitliches Kopflappengefäß.
sn Seitennerv.
So Soma.
sopl Somatopleura.
sppl Splanchnopleura.

tr (präoraler) Wimperkranz.
trgl Trochalganglion.
tri Trichter.
trm Trochalmuskeln.

vergr vergrößert, Vergrößerung.
verkl verkleinert, Verkleinerung.
vg ventrales Längsgefäß.
vlm vorderer (episphäraler) Längsmuskel.
vmg ventrales Mesenterialgefäß.
vmst ventrales Mesenterium.

wz Wimperzelle.

zwd Zwischendarm.
zwr Zwischenring (der Papillen).

Tafel-Erklärungen.

Vergrößerung:

Die Vergrößerungsangaben beziehen sich auf die Vergrößerung, die bei der Zeichnung des Präparats verwendet wurde. Die Angaben über die Verkleinerung (verkl.) besagen, um wie vielmal die Zeichnung beim Lichtdruckverfahren zur Tafelfigur verkleinert wurde.

Material:

Mit Ausnahme der Fig. 33, 60, 61 stammt das Material zu allen abgebildeten Präparaten aus Neapel, dasjenige der Fig. 33, 60, 61 aus Messina-Ganzirri.

Technik:

Als Konservierungsflüssigkeiten wurden verwendet: Pikrinsäure-Formol-Seewasser nach Mayer (vgl. Lee & Mayer 1910, S. 63), Zenkersche Flüssigkeit, Flemmingsches starkes Gemisch, Osmiumsäure.

Zur Färbung der Totalpräparate (eine Nacht — 24 Stunden): Parakarmin, Boraxkarmin (auch bei Flemming, vgl. Fig. 78).

Zur Schnittfärbung: Boraxkarmin, Parakarmin, Hämalaun, Hämatein I.A., Hämastrontium (Lee & Mayer 1910, S. 166). Dazu Lichtgrün (Färbung einige Minuten).

Zum Einbetten: Nur Celloidin-Paraffin. Das Objekt — die Larven sind sehr empfindlich und schrumpfen leicht — wurde aus Äther-Alkohol in eine etwa $^1/_4$ %ige Lösung Äther-Celloidin gebracht, diese während mindestens 2 Tagen im Exsikkator auf 2—3 % eingedunstet, mit Chloroform gehärtet, der zugeschnittene Block in Paraffin übergeführt. Paraffineinbettung allein gibt schlechte Resultate und wurde niemals verwendet. Die Larven schrumpfen sehr stark.

* * *

Bei Schnittserien beziehen sich, wo nichts besonderes angegeben ist, die Zeichnungen stets nur auf einen Schnitt.

Alle Bilder beziehen sich auf *Echiurus abyssalis* Skor.

Die Figurenerläuterungen enthalten alle technischen Angaben, die dafür, von besonderen Fällen abgesehen, in den Text nicht aufgenommen wurden.

Alle Bilder sind mit der Camera gezeichnet, mit Ausnahme der Schemata Fig. 82, 92 und der Fig. 4, 5, 59—61 nach lebenden Präparaten.

Für die Figurenbezeichnungen siehe das Abkürzungsverzeichnis und die besonderen Angaben in den einzelnen Figurenerklärungen.

Tafel 1.

Fig. 1. Habitusbild eines erwachsenen, in Formol-Seewasser konservierten *Echiurus abyssalis*. Von Herrn Dr. R. Gast im Neapler Golf erbeutet. ♀ Ansicht von der Bauchseite. Vergr. $^{9}/_{1}$. Nicht verkleinert. Kopflappen fehlt. Am Vorder- und Hinterende sitzen zahlreiche Hydroid-Polypen. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hauptpapillenringe, die arabischen Buchstaben die Zwischenringe.

ut_1 Nephridien (Uteri); Mündungen des vorderen Paares,

ut_2 Nephridien (Uteri); Mündungen des hinteren Paares.

Fig. 2. Habitusbild eines von der Puritan-Expedition gefangenen Exemplares (vgl. Lo Bianco 1903, Fig. 4). Lebender Zustand; geschlechtsreifes ♂. Vergr. $3^{1}/_{2}$.

vb ventrale Borsten,

ab anale Borsten.

Fig. 3. Vorderende des ♀ von Fig. 1. Die innere Organisation, aus Schnitten rekonstruiert, wurde in die Zeichnung der äußeren Organisation nach dem ungeschnittenen Exemplar eingetragen. Vergr. $^{16}/_{1}$. Besondere Abkürzungen:

tr Nephridialtrichter,

ut_1 Uterus (Nephridium) des vorderen,

ut_2 Uterus des hinteren Paares.

Unterhalb ×, etwa von der Mitte des Ösophagus an, Beginn des Mesenterialbandes, das den Ösophagus mit dem dorsalen Mesenterialgefäß verbindet.

Fig. 4. Junger, aus einer Larve gezüchteter *Echiurus abyssalis*, im lebenden Zustand gezeichnet. Der mittlere Teil des Körpers wurde nicht ausgeführt. Vergr. ca. $^{40}/_{1}$.

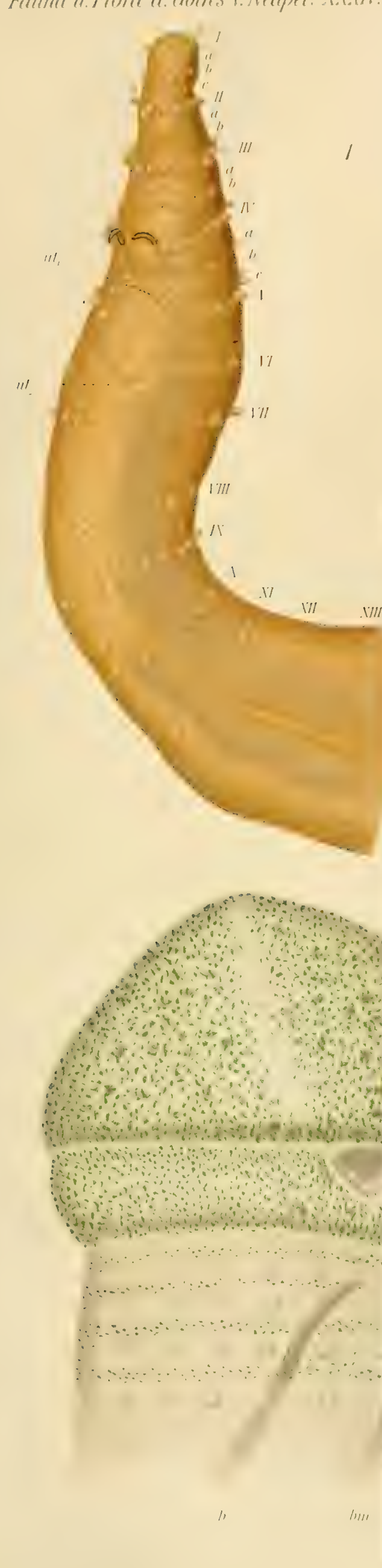
l Mundlippe.

Fig. 5. Junger *Echiurus abyssalis* am Ende der Metamorphose, Seitenansicht, etwas jünger als Fig. 4, im lebenden Zustand gezeichnet.

aab Analborsten des äußeren Kranzes,

iab Analborsten des inneren Kranzes.

Fig. 5a. Vorderende eines Tieres ähnlich wie Fig. 5, Ventralansicht. Lebender Zustand. Vergr. $^{69}/_{1}$.


I
a
b
c
II
a
b
III
a
b
IV
a
b
c
V
VI
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII
b
bm

1

2

4

PSt

PMSt

SO

5

3

5a

PSt

m

PMSt

SO

b

pa

bm

vg

b

bm

ab

Tafel 2.

Fig. 6. Hinterende des Tieres der Fig. 1. Vergr. $^{16}/_{1}$. $^{2}/_{3}$ verkleinert.

no nervöse Tast(?)Organe,

iab innere } anale Borsten.
aab äußere }

Fig. 7—10, 12, 13, 15—30 sind Bilder nach Schnitten der Serie, in die das erwachsene weibliche Exemplar der Fig. 1 zerlegt wurde. Schnittdicke 10 μ. Stückfärbung in Parakarmin. Einbettung in Celloidin-Paraffin. Schnittfärbung mit alkoholischem Lichtgrün.

Fig. 7. Querschnitt durch Körperwand, Bauchmark und Bauchgefäß im Vorderkörper (Höhe des VI. Papillenringes). Vergr. $^{548}/_{1}$. $^{1}/_{2}$ verkl.

Fig. 8. Querschnitt durch die Körperwand des Hinterendes (XXVI. Papillenring). Vergr. $^{596}/_{1}$. $^{3}/_{5}$ verkl.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Papille eines Hauptpapillenringes (VI. Ring). Der Hautmuskelschlauch ist quer geschnitten. Vergr. $^{457}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

pan Papillennerv.

Fig. 10. Längsschnitt durch das vordere Paar der nervösen Tastorgane(?) am Hinterende des Wurmes (vgl. Fig. 6). Die Zeichnung ist aus 5 Schnitten kombiniert. Vergr. $^{69}/_{1}$. Nicht verkleinert.

abm Bewegungsmuskel der Analborsten.

Fig. 10a. Längsschnitt durch einen Endkegel des Tastorgans von Fig. 10. Vergr. $^{860}/_{1}$. $^{2}/_{3}$ verkl.

Fig. 11. Flächenpräparat der Körperwand und des Bauchmarks (mittlere Rumpfregion). Ansicht von der Innenseite. Der Hautmuskelschlauch wurde dorsal aufgeschnitten und ausgebreitet. Die Cuticula wurde entfernt. Im unteren Drittel des Bildes ist nur die Längsmuskelschicht (*lm*), in der Mitte diese und die Ringmuskelschicht, und im oberen Teil sind alle drei Muskelschichten gezeichnet. Vergr. $^{19}/_{1}$. $^{4}/_{5}$ verkl. Färbung mit Parakarmin und Lichtgrün.

hr Hauptpapillenring,

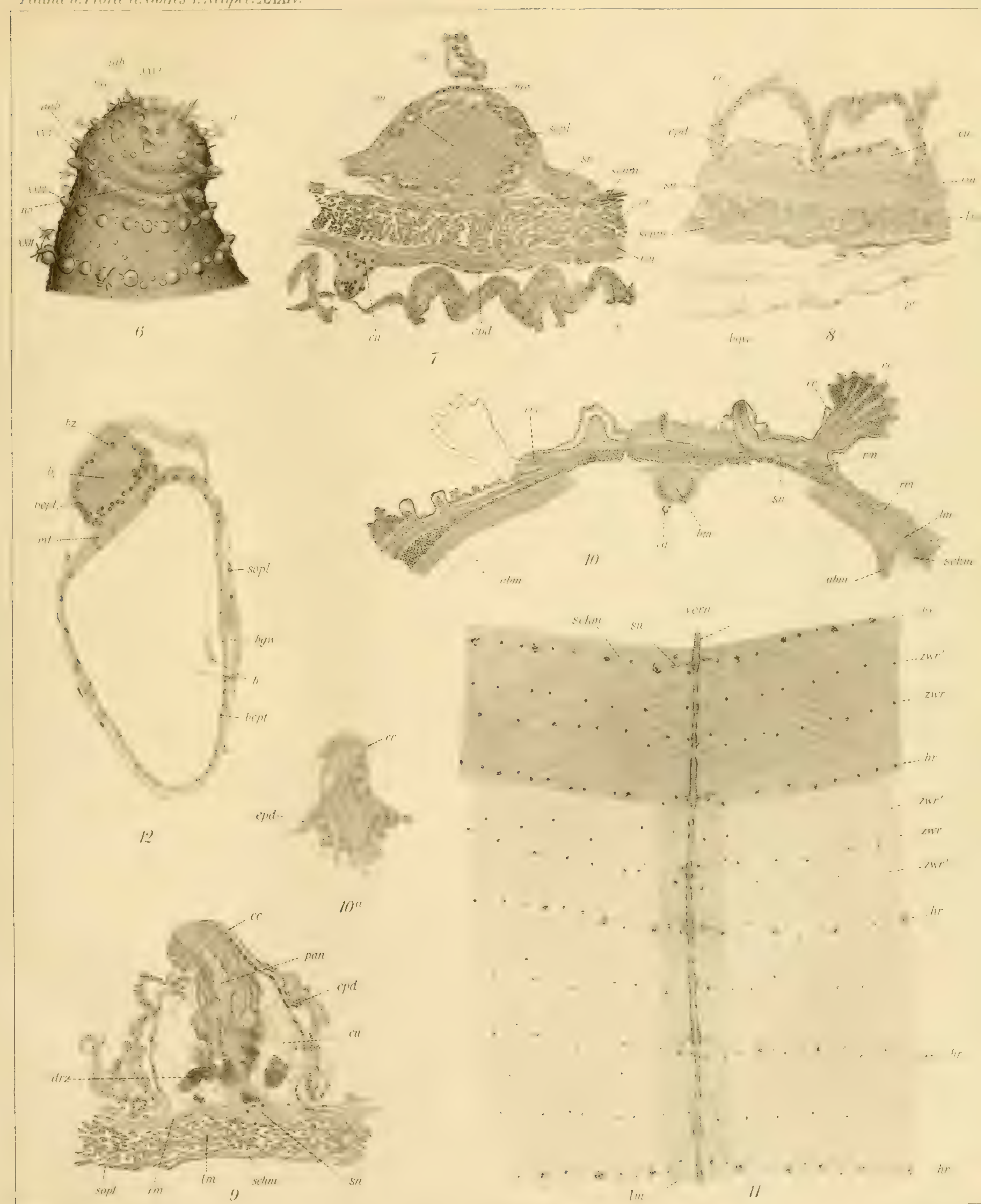
zwr, zwr^1 Zwischenringe.

Fig. 12. Schiefer Schnitt durch eine Bauchborste und den Borstensack mit kleiner Ersatzborste (b_1). Die Struktur der großen Borste ist nur teilweise ausgezeichnet. Sie erscheint auf dem Querschnitt des Präparats als deutliche Punktierung; kommt in der Reproduktion nur undeutlich zur Geltung. Vergr. $^{590}/_{1}$. $^{1}/_{2}$ verkl.

bz_1 Bildungszelle der Ersatzborste,

$bept_1$ Borstensackepithel der Ersatzborste,

mf Muskelfasern. (Das Borstensackepithel steht, besonders im oberen Teil der Figur, schräg zur optischen Ebene. Die Fasern sind daher in schrägem Längsverlauf und nicht nur als punktförmige Querschnitte zu sehen.)



Balzer gez. Verlag von R. Friedländer u. Sohn in Berlin. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Tafel 3.

Fig. 13. Schnitt durch Bauchborste an der Austrittsstelle aus der Körperwand. Vergr. $^{228}/_{1}$. $^{3}/_{4}$ verkl.
bept Borstensackepithel, *bcc* Borstencuticula, *pm* Parietalmuskel.

Fig. 14. Halbschematische Rekonstruktion des Vorderendes des Tieres von Fig. 1 bis zum IV. Papillenring (exkl.). Es sind 4 Schnitte a—d und daran anschließend die räumliche Organisation gezeichnet. Die Schnitte a, b und c haben den richtigen, relativen Abstand, wie er ihrer Lage in der Serie i. e. im Körper entspricht; der Abstand zwischen c und d ist etwas zu groß; die beiden Bilder würden sich sonst teilweise verdecken.
fr Frenulum, *phmst* Pharynx-Mesenterium.
Bei × in Fig. d: Biegung des Pharynx.
Fig. 14a liegt zwischen dem I. und II. Papillenkranz,
Fig. 14b dicht hinter dem II. Papillenkranz,
Fig. 14c dicht vor dem III. Papillenkranz,
Fig. 14d zwischen dem III. und IV. Papillenkranz.

Fig. 15. Querschnitt durch die Wandung des Pharynx, seine Muskulatur und das Bauchgefäß auf der Höhe des II. Papillenkranzes. Ein Frenulum (*fr*) wird längs getroffen. Das Pharynxepithel (*ept*) trägt gegen das Pharynxlumen (in der Figur oben) einen im Präparat nur schlecht erhaltenen Cilienbesatz, dessen einzelne Cilien nur undeutlich wahrzunehmen sind. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 16. Querschnitt durch die Wandung des Ösophagus (Ösophaguslumen oben) und seine Muskulatur. Vergr. $^{876}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 17. Querschnitt durch die Wandung des Kropfes. Die Zotten des Kropfepithels (*ept*) sind quer getroffen. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 18. Querschnitt durch die Wandung des Zwischendarms (zwischen V. und VI. Papillenkranz). Darmlumen oben. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 19. Querschnitt durch Mitteldarm und Nebendarm. Darmlumen oben. Der Schnitt liegt dicht hinter dem VIII. Papillenkranz. Der Nebendarm (*nd*) ist nur unvollkommen als verdickte Zellenleiste ausgebildet, die sich von der Mitteldarmwand (*md*) nicht gesondert hat. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$.
lm Längsmuskel des Mitteldarms,
lm_1 Muskeln des medianen, ventralen Längsmuskelbandes auf dem Nebendarm.

Fig. 20. Querschnitt durch den Afterdarm (ca. $^{1}/_{3}$ mm vor der Afteröffnung). Das Darmepithel (*ept*) bildet stark ins Darmlumen (oben) einspringende Wülste. Vergr. $^{410}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$.

Fig. 21. Schnitt durch das ventrale Längsgefäß in der Höhe des Diaphragmas. Die Figur zeigt außerdem die benachbarten Teile der beiden Pharynx-Mesenterien, das Bauchmark und dessen Befestigung an der Körperwand. Vergr. $^{460}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$.
mst Mesenterium.

Fig. 22. Schnitt durch ventrales Längsgefäß wie Fig. 21. Das Bild ist aus zwei Schnitten kombiniert, die caudal der Borsten durchgehen. Die Pharynx-Mesenterien werden nicht mehr getroffen. Das Gefäß ist nahe an das Bauchmark herangerückt. Dieses ist nur zum kleinsten Teil gezeichnet. Vergr. $^{910}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 23. Schnitt durch dorsales Mesenterialgefäß; er liegt zwischen dem Diaphragma und dem IV. Papillenring. Vergr. $^{915}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 24. Schnitt durch ventrales Mesenterialgefäß. Dieses wird an der Abzweigungsstelle vom Bauchmark in der Höhe des V. Papillenringes schief getroffen. Das Bild zeigt außerdem das Bauchmark und dessen Befestigung an der (nicht gezeichneten) Körperwand. Vergr. $^{426}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 25. Kreuzungsstelle des ventralen Mesenterialgefäßes mit dem Interbasalmuskel (*ibm*). Aus zahlreichen Schnitten kombiniert. Vergr. $^{69}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.
ibm_1 obliterierendes Ende des Muskels.

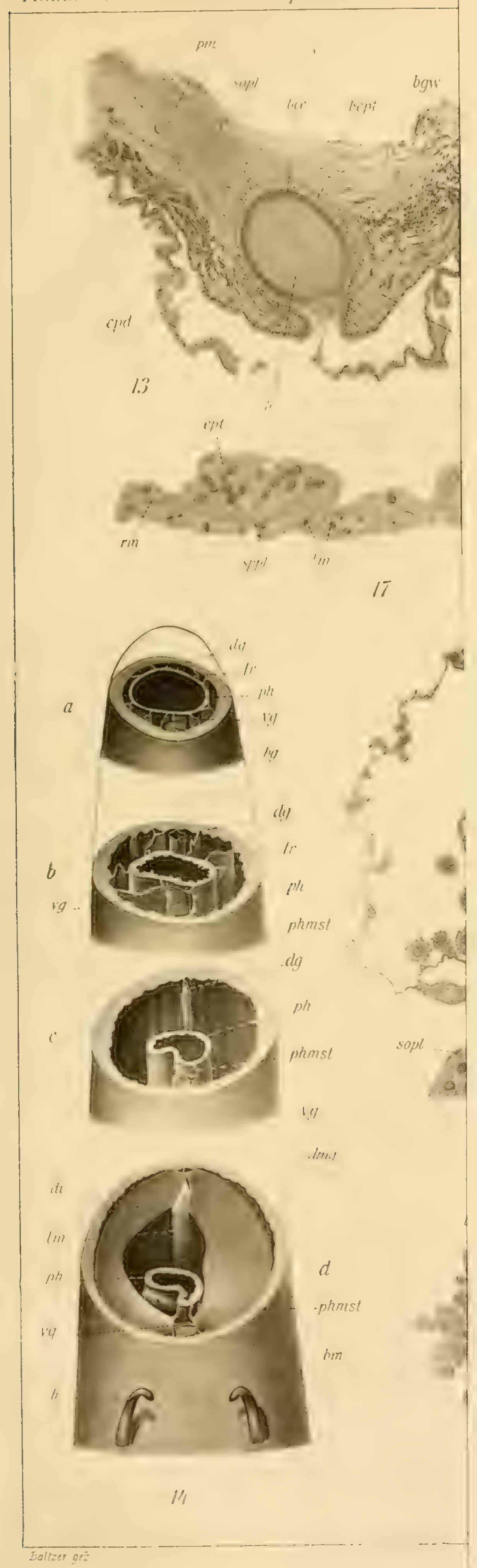
Fig. 26. Schnitt durch das dorsale Mesenterialgefäß (*dmg*) und seinen Ansatz am Diaphragma. Oben in der Figur sind noch die innersten Lagen des Hautmuskelschlauches gezeichnet. Vergr. $^{462}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$.

Fig. 27. Schnitt durch das Dorsalgefäß und die nächste Nachbarschaft der Körperwandung. Der Schnitt liegt dicht vor dem II. Papillenkranz. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$.

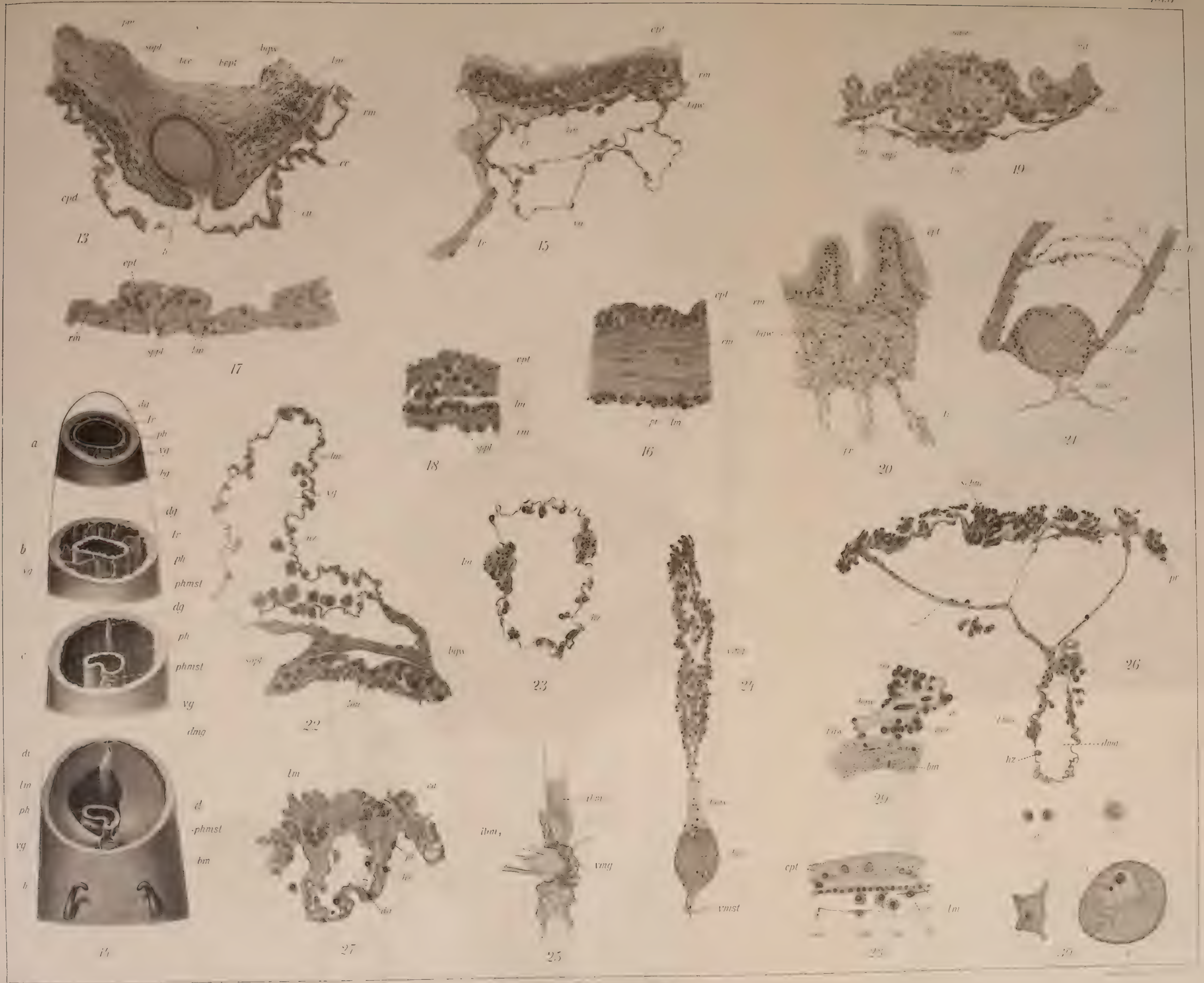
Fig. 28. Schnitt durch das Darmgefäß und die Darmwand. Oberhalb des Darmepithels (*ept*) ist das Darmlumen zu denken. Der Schnitt liegt zwischen dem VII. und VIII. Papillenring. Vergr. $^{930}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 29. Schnitt durch Ovar, Bauchgefäß (mit obliteriertem Lumen) und dessen Ansatz am Bauchmark. Vergr. $^{867}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.
ovz Ovarialzellen.

Fig. 30. Schnitt durch Eizellen.
a—c drei Wachstumsstadien aus dem Cölom,
d Ei aus dem Uterus.
Die Vergrößerung und Verkleinerung ist dieselbe wie bei Fig. 29.
k Kern.


pm
sopl
bgw
bcr
bepi
epd
13
epi
rm
sppl
lm
17
a
dg
lr
ph
vg
bg
dg
b
lr
vg
ph
phmst
dg
c
ph
phmst
sopl
vg
dmd
dt
lm
ph
d
phmst
vg
bm
h
14

Baltzer gez.


pm
sopt
tce
bcpt
bgw
lm
rm
ce
cpd
cu
b
13
cpt
rm
bgw
bc
cr
vg
lc
15
19
cpt
rm
bgw
lc
fr
20
21
cpt
rm
sppl
lm
17
cpt
lm
rm
sppl
18
cpt
cm
pt
lm
16
da
lr
ph
vg
bg
a
dg
lr
b
vg
ph
phmst
dg
ph
c
phmst
vg
dmg
di
lm
ph
d
phmst
vg
bm
h
14
lm
vg
sppl
bgw
bm
22
lm
23
24
pr
26
hz
dmt
bm
29
lm
cu
da
27
ilm
vmg
25
vmst
cpt
lm
28
30

Tafel 4.

Fig. 31. Ganz junge Larve (Anfang der I. Periode). Totalpräparat. Vergr. $^{244}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$. Neapler Larve. Parakarmin.

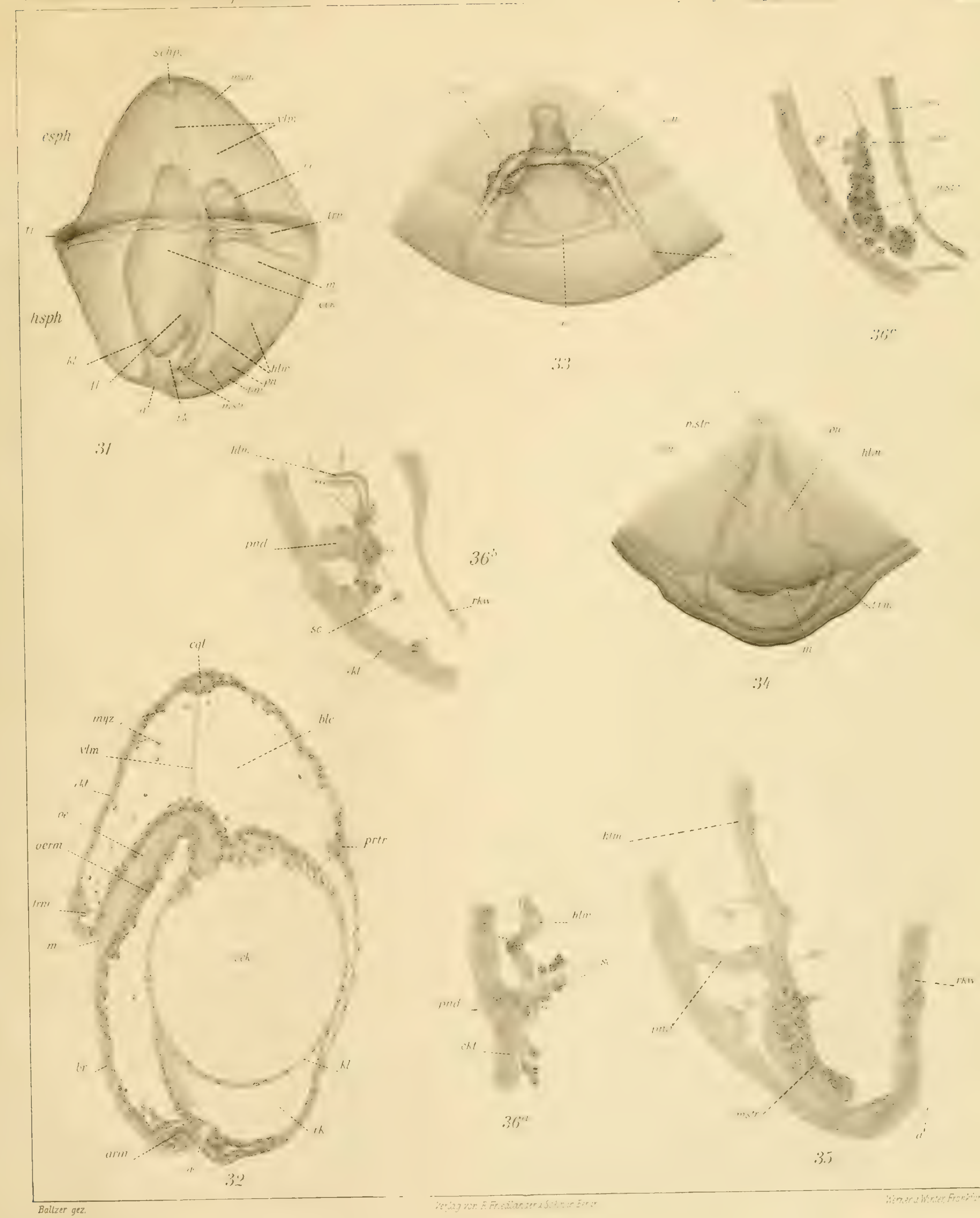
Fig. 32. Sagittalschnitt durch Larve wie Fig. 31. Vergr. $^{323}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$. Neapler Larve. Zenker kons. Stückfärbung Parakarmin. Schnittfärbung Lichtgrün. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 33. Teilansicht der Episphäre eines Totalpräparates vom Pol der Scheitelplatte aus gesehen. Gezeichnet ist nur der ventrale Sektor mit dem Cerebralganglion und den Commissuren. Larve von Messina. Stadium wie Fig. 59. Vergr. $^{180}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Pikrinsäure-Formol konserviert. Färbung mit Parakarmin.

Fig. 34. Teilansicht der Hyposphäre eines Totalpräparats, vom Analpol gesehen, Stadium wie Fig. 48, 49. Nur der ventrale Sektor ist gezeichnet. Larve von Neapel. Vergr. $^{246}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$. Technik wie bei Fig. 33.

Fig. 35. Detailbild des Totalpräparats Fig. 31. Die Zeichnung gibt den Bereich des einen Mesodermstreifens wieder. Vergr. $^{696}/_{1}$. Nicht verkleinert. Technik siehe Fig. 31.

Fig. 36a—c. Drei nach der Mediane aufeinander folgende Schnitte der Sagittalserie von Fig. 32. Die Zeichnungen geben den Bereich des linken Protonephridiums wieder. ×, ××, ××× bezeichnen entsprechende Schnittstellen. Vergr. $^{1215}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$. Technik siehe Fig. 32.



31 32 33 34 35 36a 36b 36c

Baltzer gez.

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin
Werner & Winter, Frankfurt

Tafel 5.

Fig. 37. Ältere Larve der ersten Periode. Sagittalschnittbild. Schnittdicke 10 μ. Aus 6 Schnitten kombiniert. Vergr. $^{456}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$. Konserviert mit Zenker. Totalfärbung mit Borax-Karmin. Schnittfärbung mit Lichtgrün.

Fig. 38. Teilbild eines Querschnittes einer Larve vom Stadium Fig. 50. Der Schnitt liegt in der Höhe der Borstensackanlage. Die Zeichnung gibt nur die linke Hälfte der Ventralseite. Schnittdicke 7,5 μ. Vergr. $^{615}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Konserviert mit Pikrinsäure-Formol. Stückfärbung mit Parakarmin. Schnittfärbung mit Lichtgrün.

Fig. 39. Schematische Rekonstruktion des Nervensystems einer Larve in der II. Hälfte der ersten Periode. Als Grundlage diente die Querschnittserie der Figg. 40—44 und 46. Konservierung mit Pikrinsäure-Formol. Schnittfärbung mit Hämatein I.A. Schnittdicke 10 μ.

Fig. 40. Schnitt der Serie Fig. 39 durch die Commissur oberhalb des Drüsenkomplexes rostral des Mundes (in der Höhe der Verweisungslinie *co* in Fig. 39). Vergr. $^{1250}/_{1}$. Nicht verkl.

Fig. 41. Schnitt durch Commissur innerhalb des Drüsenkomplexes rostral des Mundes. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{1}$.

Fig. 42. Schnitt durch die Commissur im Bereich des präoralen Wimperkranzes. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

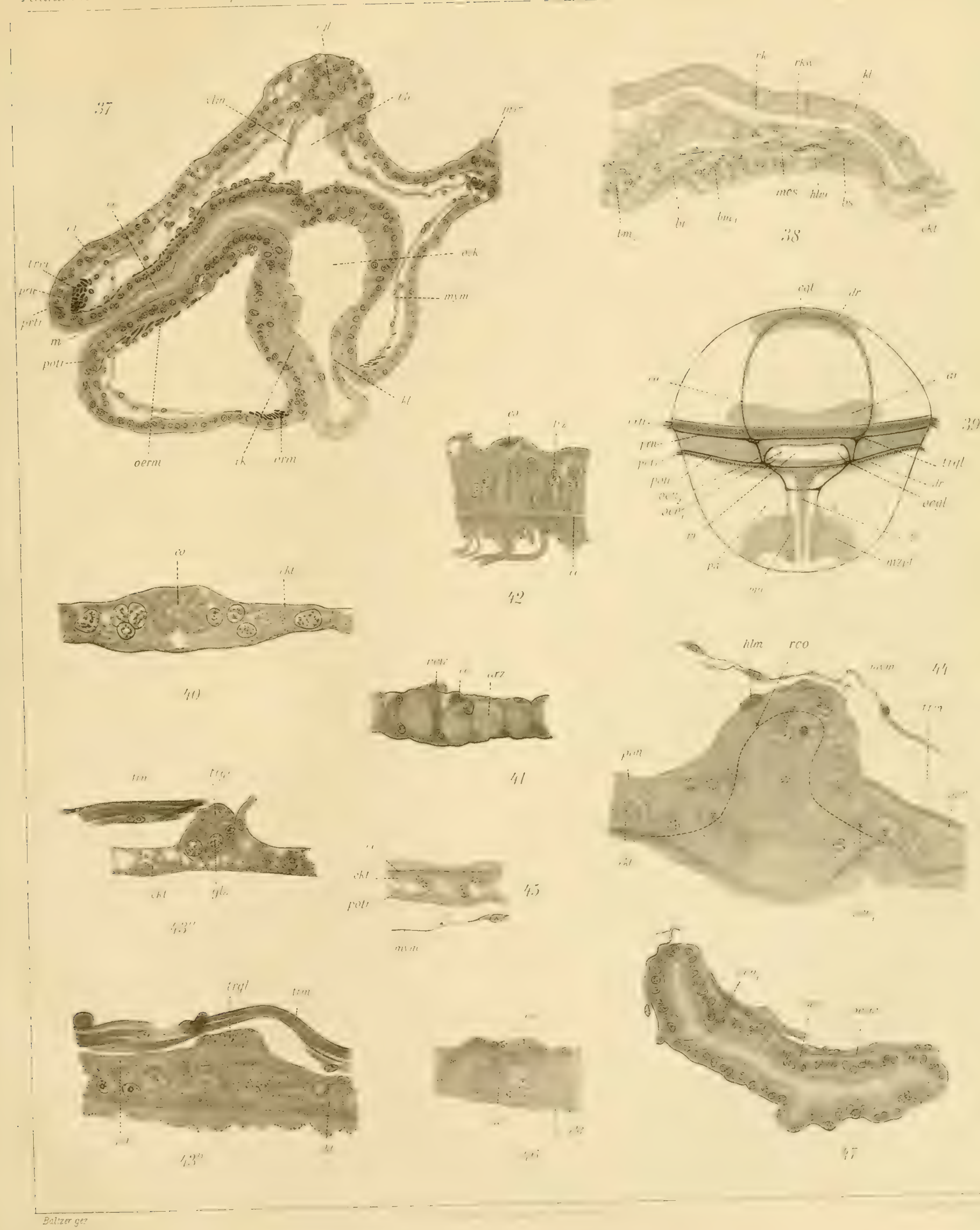
Fig. 43. Zwei aufeinander folgende Schnitte, enthalten das Trochalganglion (Fig. a) und den präoralen Ringnerven (Fig. b). Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 44. Schnitt durch das rechte Ösophagealganglion und den postoralen Ringnerven. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$. Die Verflechtung der Faserzüge kommt in der Reproduktion nur mangelhaft zum Ausdruck. Das Präparat zeigt sie wesentlich deutlicher.

Fig. 45. Schnitt durch den postoralen Ringnerven an der aboralen Seite. Das Präparat gehört einem anderen, aber ähnlichen Tier wie die Bilder 40—44 und 46 an. Stadium der Fig. 49 entsprechend. Technik wie vor. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$. Die Faserung des Nerven tritt in der Reproduktion nur undeutlich hervor. Sie ist im Präparat durchaus klar zu sehen.

Fig. 46. Schnitt durch die Commissur unterhalb des postoralen Wimperkranzes, in dem suboralen Drüsenkomplex. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 47. Querschnitt durch den Ösophagus einer Larve der ersten Periode. Stadium zwischen Fig. 50 und 51. 10 μ. Vergr. $^{623}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$. Konservierung mit Pikrinsäure-Formol. Stückfärbung Boraxkarmin. Schnittfärbung Lichtgrün.


37
cgl
oek
mym
m
potr
oerm
erm
kl
rk
rkn
kl
mes
ekt
38
cal
dr
39
trgl
ocal
42
co
40
ekt
41
hlm
rco
44
pon
trgl
ekt
gl
43a
45
ekt
potr
trgl
43b
46
47

Tafel 6.

Fig. 48. Flächenansicht der Bauchmark- und der Mesodermstreifenanlagen einer Larve aus der Mitte der ersten Periode, von der Bauchseite gesehen. Totalpräparat.

Rechts: Genaue Zeichnung des Mesoderms. Angabe der Bauchmarkanlage in Umrissen.

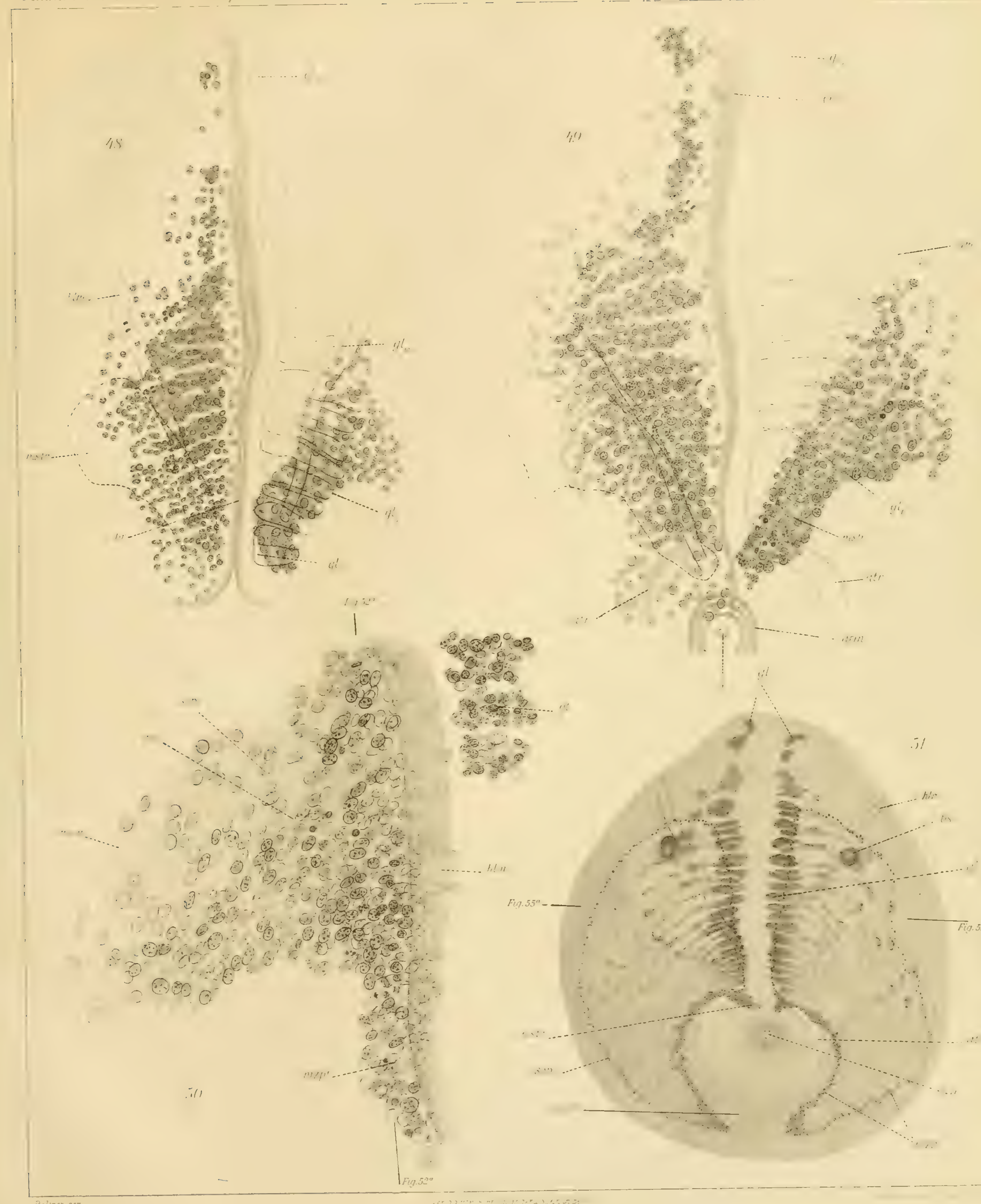
Links: Auszeichnung der Bauchmarkanlage. Angabe des Mesodermstreifens im Umriß.

Vergr. $^{696}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Konservierung Pikrinsäure-Formol. Stückfärbung Parakarmin.

Fig. 49. Flächenansicht wie vorige Figur. Larve etwas älter. Zeichnungsweise und Technik wie Fig. 48. Vergr. $^{627}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 50. Flächenansicht des rechten Mesodermstreifens einer etwas älteren Larve als Fig. 49, von der Ventralseite gesehen. Totalpräparat. Die hochliegenden Kerne sind dunkel, die tiefliegenden hell gehalten. Der Längsmuskel liegt über dem Streifen. Technik wie Fig. 48. Vergr. $^{863}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 51. Ventrale Flächenansicht einer Larve aus der zweiten Hälfte der ersten Entwicklungsperiode. Die Ektodermbildungen sind auf beiden Seiten ausgezeichnet, die Mesodermbildungen nur in Kernumrissen des Mesodermrandes angegeben. Vergr. $^{241}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$. Technik wie Fig. 48.



Baltzer gez.

Tafel 7.

Fig. 51a. Larve von Fig. 51. Mesoderm im Bereich der linken Borste. Die Bauchmarkanlagen und der Längsmuskel sind im Umriß gezeichnet. Rechts ist ein Stück der ektodermalen Larvenwand im optischen Schnitt angegeben. Vergr. $^{863}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 52a. Längsschnitt durch den linken Mesodermstreifen und das benachbarte Ektoderm und Entoderm einer Larve vom Stadium zwischen Fig. 50 und 51. Die Lage des Schnittes ist in Fig. 50 angegeben. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$. Schnittdicke 10 μ. Konservierung in Pikrinsäure-Formol. Stückfärbung mit Parakarmin. Schnittfärbung mit Lichtgrün.

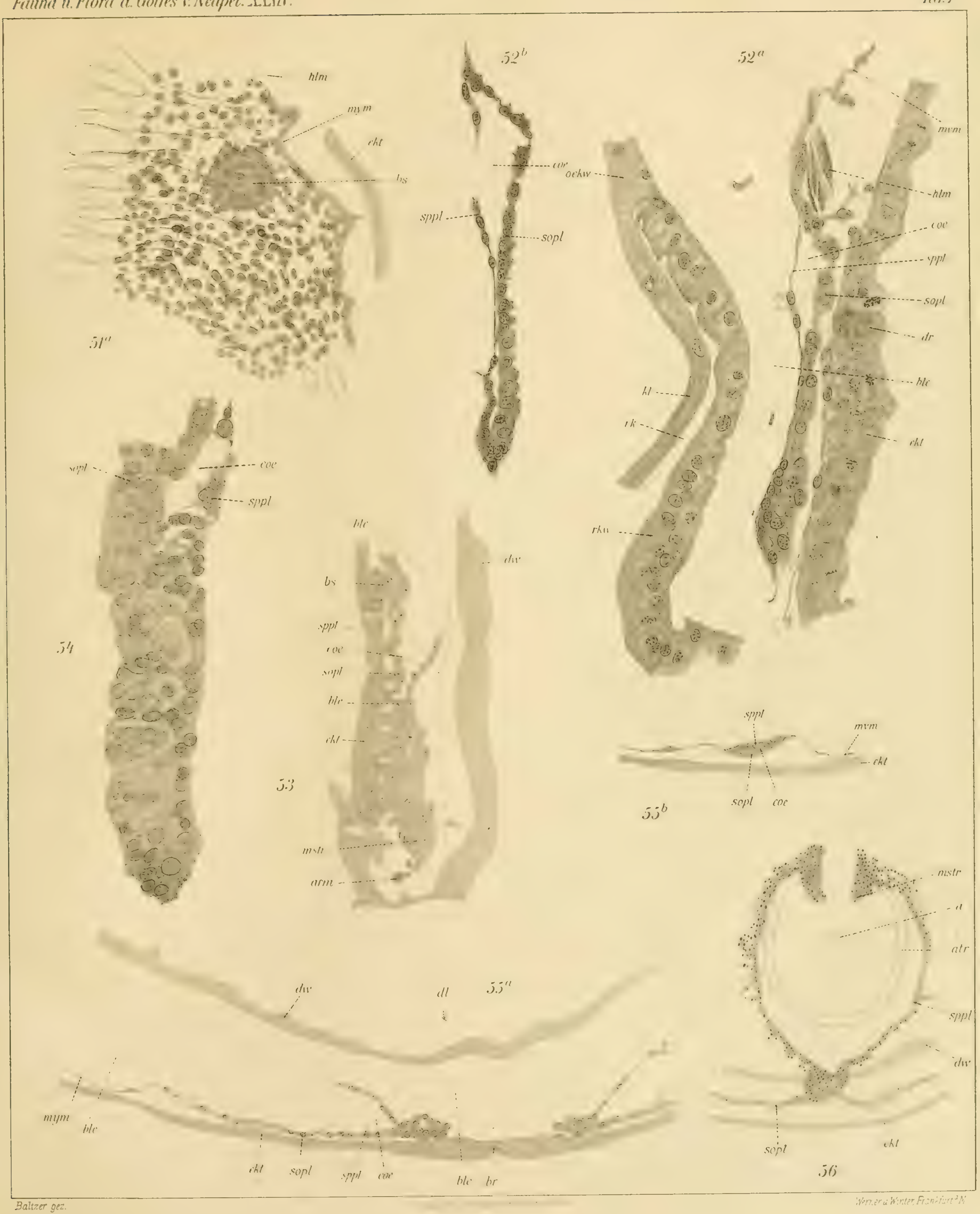
Fig. 52b. Der auf Fig. 52a in lateraler Richtung folgende Längsschnitt durch den Mesodermstreifen der gleichen Serie. Vergrößerung, Verkleinerung und Technik wie vor.

Fig. 53. Sagittaler Längsschnitt von ähnlicher Orientierung wie Fig. 52 durch den linken Mesodermstreifen einer Larve vom Stadium zwischen Fig. 50 und 51. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$. Konservierung Flemming. Schnittfärbung Hämalaun. Dicke des Schnittes 10 μ.

Fig. 54. Längsschnitt durch die »Rippe« eines Mesodermstreifens ähnlich Fig. 53. Technik wie dort. 10 μ. Vergr. $^{930}/_{1}$. Nicht verkleinert.

Fig. 55a und b. Querschnitte durch die Mesodermanlagen einer Larve vom Stadium der Fig. 51. Die Lage der Schnitte ist aus Fig. 51 zu ersehen. Larvenwand und Darmwand sind ohne Einzelheiten wiedergegeben. Vergr. $^{450}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Konserviert in Flemming. Schnittfärbung mit Hämalaun.

Fig. 56. Ventrale Flächenansicht der Mesodermanlage einer Larve am Ende der ersten Periode. Totalpräparat. Es ist nur der circum-anale Bereich gezeichnet. Technik wie Fig. 48. Vergr. $^{297}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.


51a
hlm
mym
ekt
bs
52b
coe
sppl
sopl
52a
mym
hlm
coe
sppl
sopl
dr
blc
ekt
oekw
kl
rk
rkw
54
sopl
coe
sppl
53
blc
dw
bs
sppl
coe
sopl
blc
ekt
mstr
arm
55b
sppl
mym
ekt
sopl
coe
56
mstr
a
atr
sppl
dw
sopl
ekt
55a
dw
dl
mym
blc
ekt
sopl
sppl
coe
blc
br

Tafel 8.

Fig. 57. Schiefe Seitenansicht der Mesodermanlage einer Larve am Ende der ersten Periode. Das Ektoderm ist bis auf den Bereich der Bauchmarkanlage weggelassen. Technik wie Fig. 48. Vergr. $^{450}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$.

Fig. 58. Anale Flächenansicht der Mesodermanlage einer lebenden Larve vom Stadium der Fig. 51. Ohne Camera gezeichnet.

Fig. 59. Analansicht der Larve von Fig. 57. Nach dem lebenden Zustand. Ohne Camera gezeichnet.

Fig. 60. Analansicht einer lebenden Larve aus Messina vom Stadium Fig. 51. Vergr. ca. $^{160}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Einige Umrisse mit Camera gezeichnet.

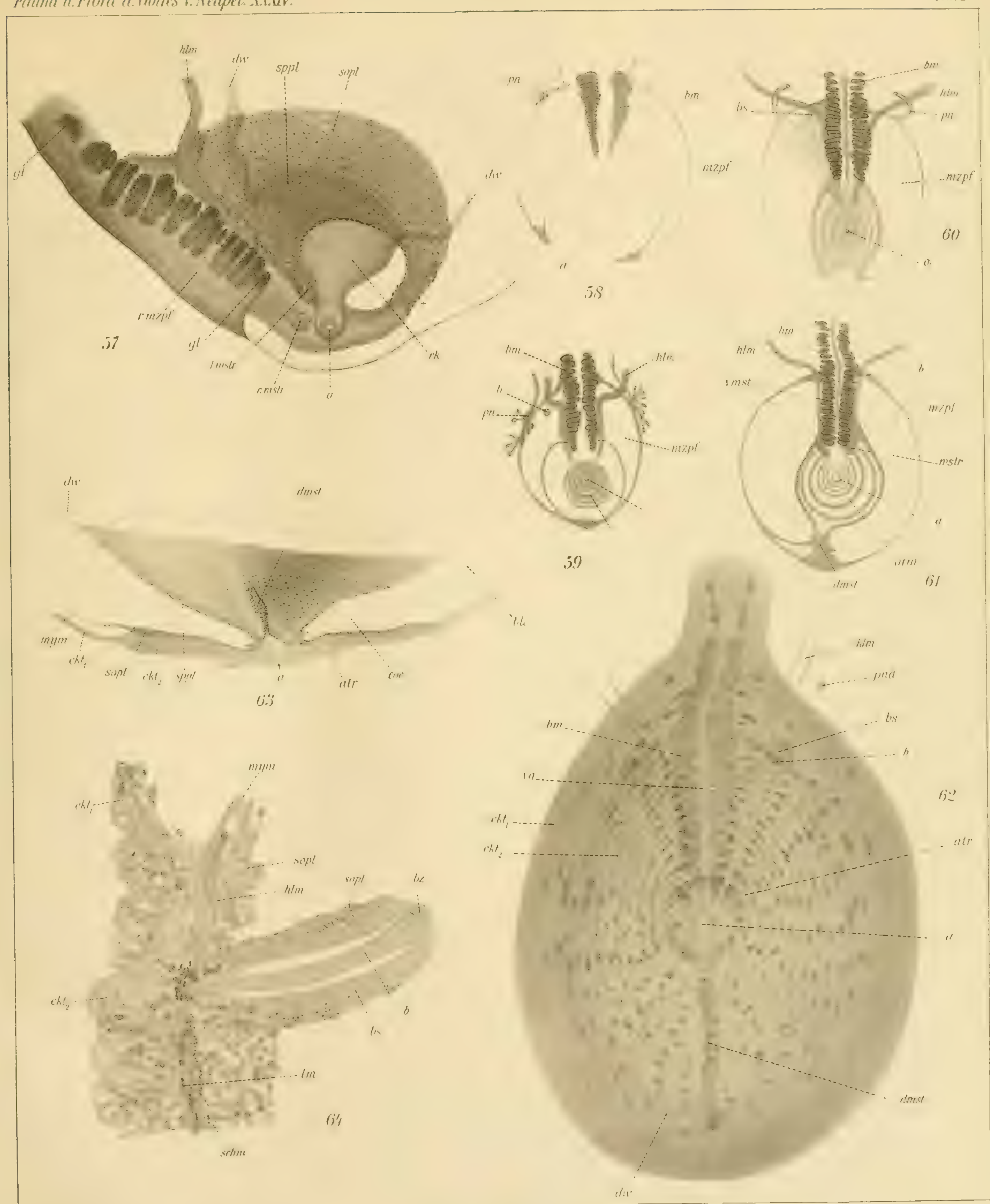
Fig. 61. Wie vorige Figur. Larve aus Messina vom Stadium der Fig. 57. Vergr. ca. $^{160}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$. Umrisse mit Camera gezeichnet.

Fig. 62. Ansicht der Rumpfanlage einer Larve am Ende der zweiten Periode vom analen Pol aus. Nur das Ektoderm gezeichnet. Vergr. $^{162}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{5}$. Technik wie Fig. 48.

dw Darmwand,
ekt_1 larvales Ektoderm,
ekt_2 imaginales (Rumpf-)Ektoderm.

Fig. 63. Ansicht der Rumpfanlage einer Larve ähnlich Fig. 62 von der Dorsalseite aus. Der Darm ist plastisch gezeichnet; das Ektoderm und die Somatopleura im optischen, den After treffenden Frontalschnitt. Vergrößerung und Technik wie vor. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 64. Längsschnitt durch den ventralen Borstensack und die Borste einer Larve vom Stadium zwischen Fig. 62 und 73. Aus 3 Schnitten kombiniert. Vergr. $^{620}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Konservierung Flemming. Schnitte sagittal, 8 μ. Einbettung Celloidin-Paraffin. Schnittfärbung Hämalaun.


57
58
59
60
61
62
63
64
hlm
dw
sppl
sopl
gl
r.mzpf
l.mstr
r.mstr
a
rk
pn
bm
mzpf
bs
mstr
dmst
atr
mym
ckt
cor
bz
b
lm
schm
pnd
vd

Tafel 9.

Fig. 65. Medianer Sagittalschnitt einer Larve der 3. Periode. Aus 8 Schnitten kombiniert. Technik wie Fig. 64. Vergr. $^{88}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$.

Fig. 66. Längsschnitt durch Commissur aus der Schnittserie der Fig. 64. Vergr. $^{224}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.
glz Ganglienzelle.

Fig. 67. System der radialen Nerven der Episphäre und Hyposphäre. Schematische Ansicht vom Scheitelpol. Technik: Die Larve wurde unter Deckglas durch Osmiumsäure-Zusatz fixiert, nach 2 Minuten auf ca. 1 Stunde in Leitungswasser gebracht und dann in Balsam montiert.
ran_1, ran_2 Radialnerven.

Fig. 67a. Stück eines der Radialnerven der Larve von Fig. 67. Vergr. $^{1250}/_{1}$. Verkl. $^{1}/_{2}$.

Fig. 67b. Stück der Commissur der Larve von Fig. 67. Vergr. $^{1250}/_{1}$, verkl. $^{1}/_{2}$ (wie bei Fig. 67a).

Fig. 68. Längsschnitt durch zwei Analborstenanlagen (äußerer Ring) der Larve von Fig. 64. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$. Der Überzug der Somatopleura ist im Präparat deutlich wahrnehmbar.
my Mesenchym.

Fig. 69. Querschnitt durch die Wandung der Rektalkammer und durch den Flimmerapparat einer Larve vom Stadium wie Fig. 62. Vergr. $^{203}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Kons. Flemming. Färbung mit Hämastrontium oder Hämalaun; 10 μ.
oekw Ösophagealkammerwand,
flz Flimmerzellen und
blz blasige Zellen des Flimmerapparates.

Fig. 69a. Detailbild aus Fig. 69. Enthält die zwischen den Verweisungslinien *flz* und *blz* der Fig. 69 gelegenen Flimmerzellen. Aus 4 Schnitten kombiniert. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$.

Fig. 70. Übersichtsbild des Flimmerapparates einer Larve der zweiten Periode. Ventralansicht. Nach dem lebenden Objekt gezeichnet und etwas schematisiert.

Fig. 70a. Detail zu Fig. 70. Karminversuch. Ansammlung von Karmin vor der Mündung des Flimmerapparates in die Ösophagealkammer.



Bülzer gez.
Verlag von R. Friedländer u. Sohn in Berlin.

Tafel 10.

Fig. 71. Meridionaler Längsschnitt durch die Aftergegend mit Anlage der linken Analblase in einer Larve zwischen Fig. 62 und 73. Die Lage des Schnittes ist in Textfig. IV (S. 134) eingetragen, deren Stadium genau dem Schnittbild entspricht. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. Konserv. in Pikrinsäure-Formol. Stückfärbung mit Boraxkarmin. Schnittfärbung Lichtgrün. 10 μ.

rkw Rektalkammerwand.

Fig. 72. Längsschnitt durch das innere Ende einer Analblasenanlage aus der Larve von Fig. 74. Älter als Fig. 71. Vergr. $^{1105}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

tr Trichter (in Bildung),
mes Mesoderm.

Fig. 73. Analansicht einer Larve der 3. Entwicklungsperiode vom analen Pol aus. Konserv. Pikrinsäure-Formol. Färbung mit Parakarmin. Vergr. $^{77}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$.

Fig. 74. Meridionaler Schnitt durch den Hautmuskelschlauch am Rand der Rumpfanlage der Larve von Fig. 64 (Stadium zwischen Fig. 62 und 73). In der Figur nach rechts Übergang der Rumpfwand in die Larvenwand. Schnittfärbung mit Hämatein I.A. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

ekt_1 larvales Ektoderm,
ekt_2 imaginales Ektoderm.

Fig. 75a. Entstehung der Längsmuskulatur der Rumpfanlage. Schnitt durch den Rand der Rumpfanlage der Larve von Fig. 71. Vergr. $^{1125}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

lmk Kerne der Längsmuskelzellen.

Fig. 75b. Wie vor; gleiche Larve. Schnitt durch einen mehr caudal gelegenen Bereich der Rumpfanlage; trifft die Längsmuskeln quer. Vergr. $^{1125}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

my Mesenchym.

Fig. 76. Protonephridium einer lebenden Larve nach Aufnahme von Ammoniakkarmin. Die Tönung schwarz-weiß entspricht der Intensität des Rot im Präparat. Nach dem lebenden Objekt ohne Camera gezeichnet.

Fig. 77. Organisation einer dicht vor der Metamorphose stehenden Larve (wahrscheinlich aus einer Standglaskultur). Seitenansicht eines Totalpräparates. Vergr. $^{119}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$. Technik wie Fig. 73.

Fig. 78. Organisation einer im Beginn der Metamorphose stehenden Larve (frisch gefangen und konserviert). $^{3}/_{4}$-Seitenansicht. Vergr. $^{77}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$. Konservierung Flemming (24^{h}), dann mehrere Stunden gewässert, dann in (wässeriges) Magnesiakarmin auf 1 Tag, dann in die Alkohole. In Alk. 80% durch Zusatz von schwachem Wasserstoffsuperoxyd während 2 Tagen gebleicht. Dann in Nelkenöl und Balsam übergeführt.

Fig. 79. Organisation einer in Metamorphose stehenden Larve, älter als Fig. 78; frisch gefangen und konserviert. Ansicht und Technik wie Fig. 78. Vergr. $^{69}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$.

Fig. 80. Organisation einer weit metamorphosierten Larve (frisch gefangen und konserviert). Vergr. $^{69}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$. Technik wie bei Fig. 78.

a: Ansicht von der Seite,
b: Ventralansicht.

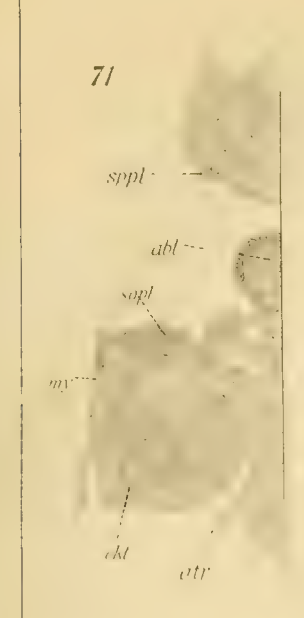
Die Analblasen und Analborsten sind weggelassen.

Fig. 80c. Schnitt durch die Ösophagealkammerwand der Larve Fig. 80. Mit Lichtgrün nachgefärbt. Vergr. $^{1110}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$. 10 μ.

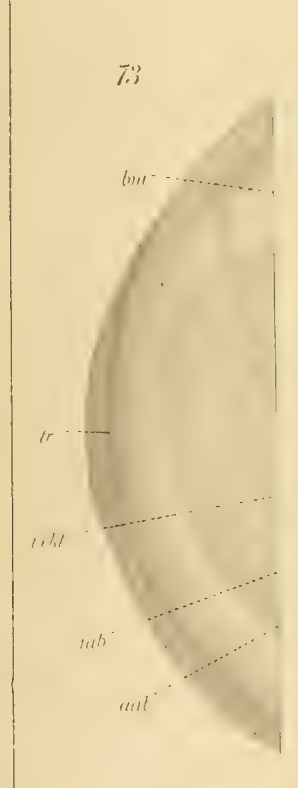
Fig. 81. Bewegungsmuskulatur der Borsten eines am Ende der Metamorphose stehenden Tieres. Nach dem lebenden Objekt ohne Camera gezeichnet. Ansicht von der Bauchseite.

bpm Basi-Parietalmuskeln,
ibm Interbasalmuskel,
pm Parietalmuskel.

71



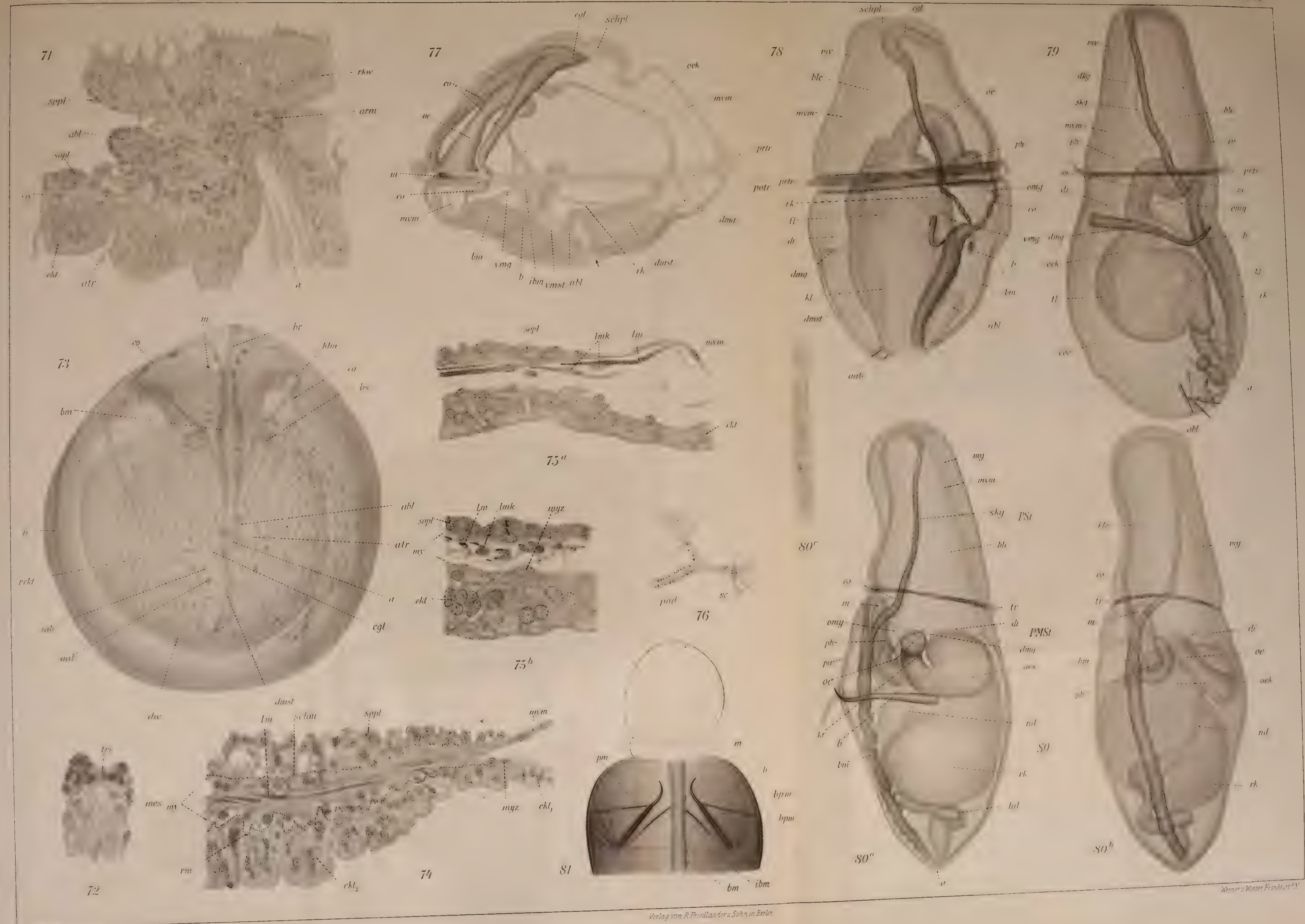
73





72

Bauer gez.



Balzer gez.
Verlag von R. Friedländer u. Sohn in Berlin
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Tafel 11.

Fig. 82. Rekonstruktion (schematisiert) der mittleren Darmteile einer Larve vom Stadium der Fig. 79/80. Technik wie Fig. 38.

Fig. 83. Organisationsbild einer Larve gegen Ende der Metamorphose. Zuchtexemplar. Seitenansicht eines Totalpräparates. Technik wie Fig. 33. Vergr. $^{162}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

Fig. 84. Längsschnitt durch ein ventrales Mesenterialgefäß aus der Serie von Fig. 91. Stadium wie Fig. 80. Vergr. $^{860}/_{1}$. Nicht verkleinert.

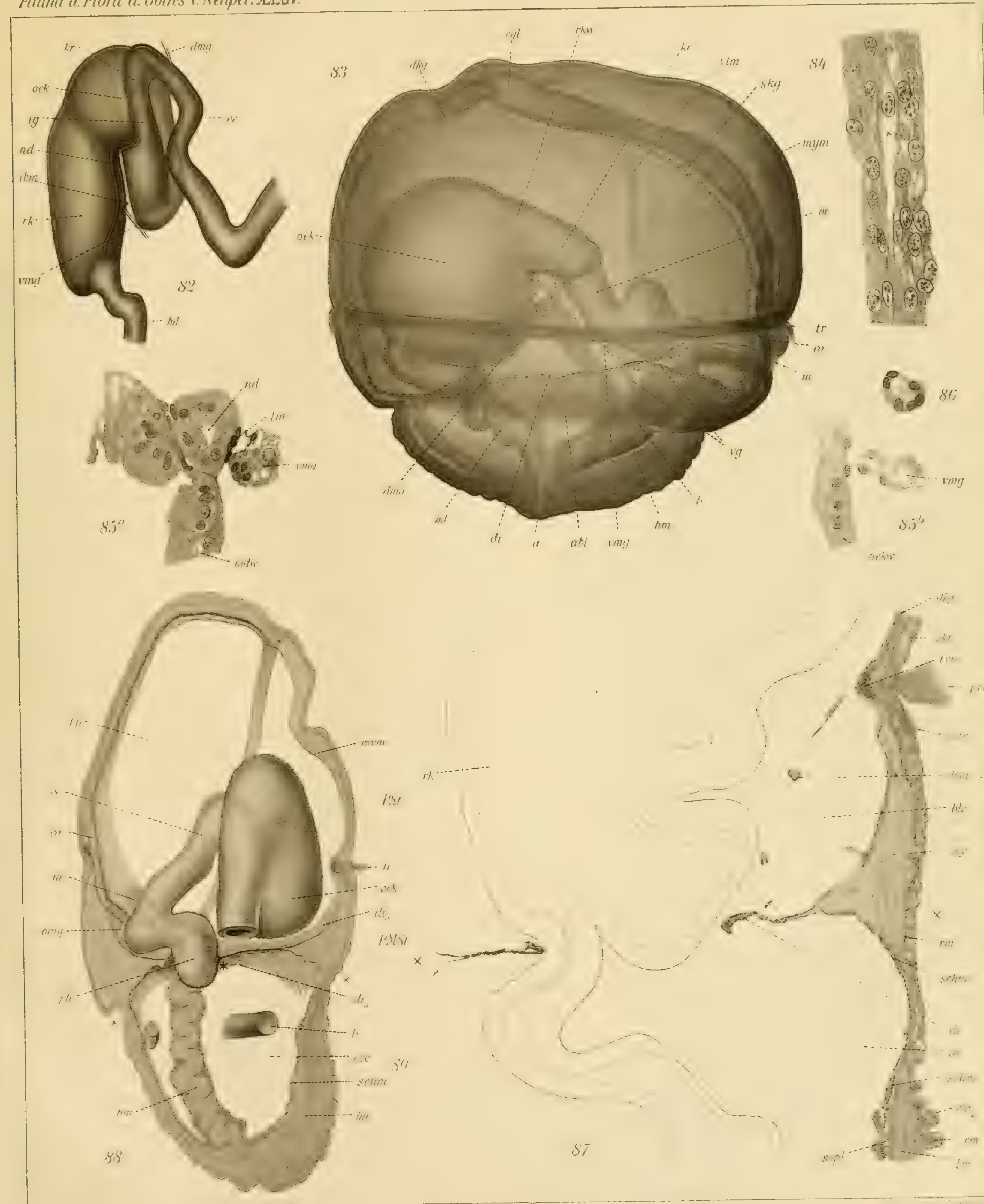
Fig. 85a. Querschnitt durch Nebendarm, Wandung des Mitteldarms (*mdw*) und ventrales Mesenterialgefäß einer Larve vom Stadium Fig. 79/80. Schnitt aus der Serie des Rekonstruktionsbildes Fig. 82. Zenker kons. Stückfärbung mit Parakarmin. Schnittfärbung mit Lichtgrün. Vergr. $^{1130}/_{1}$. Verkl $^{3}/_{4}$.

Fig. 85b. Querschnitt durch Ösophagealkammerwand (*oekw*) und ventrales Mesenterialgefäß. Schnitt der gleichen Serie wie 85a. Vergr. $^{1130}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

Fig. 86. Querschnitt durch das ventrale Mesenterialgefäß einer Larve vom Stadium der Fig. 78. Technik wie Fig. 33. Vergr. $^{1130}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$.

Fig. 87. Längsschnitt-Bild durch die Zone des Diaphragmas und Peri-Metastomiums der Larve Fig. 88. Das Bild ist aus 4 Schnitten kombiniert. Vergr. $^{240}/_{1}$. Verkl. $^{8}/_{9}$.

Fig. 88. Topographie des Diaphragmas und des adoralen Mesenchymkomplexes. Kombination von 20 Schnitten einer frontalen Schnittserie, etwas schematisiert. Die Lage der Schnitte ist in Fig. 90 eingezeichnet. Larve wie Fig. 79/80. Pikrinsäure-Formol, Parakarmin (Stückfärbung). Schnitte 10 μ, mit Lichtgrün nachgefärbt. Vergr. $^{97}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$.


kr
dmg
oek
ig
oe
nd
tbm
rk
vmg
hd
82
cgl
rkw
dkg
83
vlm
skg
mym
tr
co
m
vg
dma
dt
a
abl
bm
b
84
lm
mdw
85a
86
85b
oekw
mvm
PSt
PMSt
88
87

Tafel 12.

Fig. 89. Querschnitte durch die Körperwand einer Larve vom Stadium der Fig. 80. Technik wie Fig. 88. Schnitte 15 μ. Vergr. $^{930}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

ekt₁ larvales Ektoderm,

ekt₂ imaginales Ektoderm.

Fig. 89a. Schnitt durch Körperwand im Bereich des Somas. Mit Papille.

Fig. 89b. Schnitt durch Körperwand an der Grenze von Prostomium und Peri-Metastomium.

Fig. 90. Ansicht des Diaphragmas von der rostralen Seite. Das Bild ist eine etwas schematisierte Rekonstruktion von 10 Querschnitten einer Larve vom Stadium Fig. 80 (der gleichen Serie gehören Fig. 89a und b an). Der oberste Schnitt geht unterhalb des präoralen Muskelrings durch. Der Darm ist bis auf das vordere Stück des Pharynx weggelassen. Er wird vom Diaphragma verdeckt. Vergr. $^{180}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{5}$.

Fig. 91. Kombiniertes Bild einer größeren Zahl von sagittalen Längsschnitten einer Larve vom Stadium der Fig. 80. Auf der linken Seite (Gegend des Mundes) der Figur wurden diejenigen Schnitte kombiniert, in denen die linke (für den Beschauer über dem Pharynx durchziehende) Commissur verläuft. Über ihnen (für den Beschauer) liegt die linke Borste (im Umriß gezeichnet) und das Diaphragma (punktiert), unter ihnen Pharynx und Mund. Auf der rechten Seite der Figur wurden die Schnitte kombiniert, in denen das dorsale Kopflappengefäß und das dorsale Mesenterialgefäß verlaufen. Über ihnen liegt das Diaphragma. Der Ton des Mesenchyms (*my*) ist in der Reproduktion dunkler ausgefallen, als er im Vergleich zum Lumen des Blastocöls (*blc*) erscheint. Desgleichen in Fig. 93a und b und 103. Technik wie Fig. 38. Schnitte 10 μ. Vergr. $^{109}/_{1}$. Verkl. $^{5}/_{6}$.

Fig. 92. Schematische Rekonstruktion der Mundgegend mit den Anlagen der Pharynx-Mesenterien und dem Diaphragma. Ansicht von innen. Stadium einer Larve wie Fig. 80. Der Deutlichkeit wegen sind einige Verhältnisse übertrieben dargestellt: Die Cölombucht ist breiter und höher gezeichnet, als der Wirklichkeit entspricht. Die beiden sie begrenzenden Teile des Mesenchym-Komplexes treten in Wirklichkeit näher zusammen; sie sind in den Präparaten auch nicht so dünn lamellenförmig, und die Wand des Pharynx legt sich oft dem Bauchmark nahe an. Ferner sind die Diaphragmazipfel durch Schattierung besonders hervorgehoben. Sie sind in Wirklichkeit so flach, daß sie sich in der trochalen Gegend kaum mehr über die Mesenchymschicht des Kopflappens erheben.

Fig. 93. Längsschnitte durch die Kopflappengefäße des jungen Wurmes Fig. 4. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

93a: Schnitt durch dorsales Kopflappengefäß,

93b: Schnitt durch seitliches Kopflappengefäß. Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 94. Querschnitt durch Bauchgefäß einer Larve wie Fig. 78. Technik wie Fig. 88. Schnitte 10 μ. Vergr. $^{1110}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 95. Aus 6 Schnitten kombiniertes Querschnittbild durch das Bauchgefäß am Vorderrand des Somas der gleichen Larve wie Fig. 94. Die Lage der Schnitte ist in Textfig. VI (S. 152) angegeben. Vergr. $^{625}/_{1}$. Verkl. $^{3}/_{4}$.

Fig. 96. Querschnitt durch das Darmgefäß (Perivisceralsinus) einer Larve etwa wie Fig. 81. Technik wie Fig. 88. Vergr. $^{620}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

dl Darmlumen.

Fig. 97. Anlage eines seitlichen Kopflappengefäßes einer Larve wie Fig. 78 (gleiche Serie wie Fig. 94 und 95). Querschnitt durch den Bereich und die Nachbarschaft der einen Commissur. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 98. Anlage eines seitlichen Kopflappengefäßes einer Larve wie Fig. 79/80. Auf der linken Seite des Bildes ist noch ein Teil des Commissurquerschnittes gezeichnet. Zenker. Parakarmin. Lichtgrün. Vergr. $^{1110}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 99. Querschnitt durch ein dorsales Kopflappengefäß der Larve von Fig. 98. Gleiche Technik und Vergrößerung $^{1110}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 100. Querschnitt durch die Anlage eines seitlichen Kopflappengefäßes. Aus der Serie der Fig. 91. Vergr. $^{1110}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 101. Querschnitt durch seitliches Kopflappengefäß des jungen Wurmes Fig. 4. Der Schnitt trifft den durch die Mundlippe verlaufenden Gefäßteil (vgl. Fig. 103). Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$

Fig. 102. Querschnitt durch den Bereich der rechten Commissur einer Larve wie Fig. 80. Er gehört der in Fig. 90 rekonstruierten Schnittserie an und folgt unmittelbar auf den dort gezeichneten obersten Schnitt in rostraler Richtung. Vergr. $^{860}/_{1}$. Verkl. $^{2}/_{3}$.

Fig. 103. Sagittaler Längsschnitt durch den vorderen Teil des Rumpfes und durch den Kopflappen des Wurmes von Fig. 4. Aus zahlreichen Schnitten kombiniert. ×—× hintere, ✻ vordere Grenze des Peri-Metastomiums. Darmverlauf nur schematisch und vereinfacht eingetragen. Konservierung Zenker. Stückfärbung mit Parakarmin. Schnittfärbung Lichtgrün. Vergr. $^{162}/_{1}$. Verkl. $^{4}/_{5}$. Die Gefäßlumina sind im Bereich des Somas dunkel gehalten, im Bereich des Protostomiums und Peri-Metastomiums weiß ausgespart.

Fauna u F

89

PMSt

89

89^b 89^a 93^a 97 101 90 93^b 95 99 91 92 94 96 98 102 100 103

Salzer gez.

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin.

Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Durch den Tod von Professor **W. Giesbrecht** und andere unvorhergesehene Umstände ist in der Fortsetzung der Fauna und Flora eine Verzögerung eingetreten. Nach Überwindung mancher Hindernisse und Gewinnung neuer Mitarbeiter ist für die nächsten Jahre die Publikation mehrerer Bände in rascherer Folge gesichert.

Der I. Band einer groß angelegten Monographie der **Cephalopoden** von Dr. **A. Naef** nähert sich der Vollendung und wird voraussichtlich im Jahre 1918 erscheinen.

Weit vorgeschritten sind die Arbeiten an drei weiteren Monographien:

Alcyonaria von **Prof. G. v. Koch** und **Dr. R. Müller**
Lophobranchia von **Dr. M. Rauther**
Nudibranchia von **Prof. J. Strohl**

und begonnen sind zwei Monographien:

Ophiuroidea von **Prof. A. Reichensperger**
Ascidia solitaria von **Prof. R. Hartmeyer**

Berlin, NW. 6., 12. April 1917 **R. Friedländer & Sohn**

Fauna und Flora des Golfes von Neapel. — Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrgang Année	
1.	1. **Ctenophoren**, von **C. Chun**. 1880. 313 Seiten mit 18 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
	2. **Fierasfer**, per **C. Emery**. 1880. 76 pagine con 9 tavole. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3. **Pantopoden**, von **A. Dohrn**. 1881. 252 Seiten mit 18 Tafeln. 60 ℳ — 75 Fr.
	4. **Corallinenalgen**, von **H. zu Solms-Laubach**. 1881. 64 Seiten. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5. **Chetognati**, per **B. Grassi**. 1883. 126 pagine con 13 tavole. 25 ℳ — 31,25 Fr.
	6. **Caprelliden**, von **P. Mayer**. 1882. 201 Seiten mit 10 Tafeln. 30 ℳ — 37,50 Fr.
	7. **Cystoseirae**, per **R. Valiante**. 1883. 30 pagine con 15 tavole. 30 ℳ — 37,50 Fr.
	8. **Bangiaceen**, von **G. Berthold**. 1882. 28 Seiten mit 1 Tafel. 6 ℳ — 7,50 Fr.
	9. **Attinie**, per **A. Andres**. Vol. I. 1884. 459 pagine con 13 tavole. 80 ℳ — 100 Fr.
4/5.	10. **Doliolum**, von **B. Uljanin**. 1884. 140 Seiten mit 12 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	11. **Polycladen**, von **A. Lang**. 1884. 688 Seiten mit 39 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
	12. **Cryptonemiaceen**, von **G. Berthold**. 1884. 27 Seiten mit 8 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
6.	13. **Koloniebildende Radiolarien**, von **K. Brandt**. 1885. 276 Seiten mit 8 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	14. **Polygordius**, par **J. Fraipont**. 1887. 125 pages avec 16 planches. 40 ℳ — 50 Fr.
7/8.	15. **Gorgoniden**, von **G. von Koch**. 1887. 99 Seiten mit 10 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	16. **Capitelliden**, von **H. Eisig**. 1887. 906 Seiten mit 37 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
9.	17. **Capreliden**, von **P. Mayer**. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln. 24 ℳ — 30 Fr.
	18. **Enteropneusten**, von **J. W. Spengel**. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln. 150 ℳ — 187,50 Fr.
10—12.	19. **Pelagische Copepoden**, von **W. Giesbrecht**. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln. 150 ℳ — 187,50 Fr.
	20. **Gammarini**, per **A. Della Valle**. 1893. 948 pagine con 61 tavole. 150 ℳ — 187,50 Fr.
13.	21. **Ostracoden**, von **G. W. Müller**. 1894. 399 Seiten mit 40 Tafeln. 100 ℳ — 125 Fr.
14—16.	22. **Nemertinen**, von **O. Bürger**. 1895. 743 Seiten mit 31 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
	23. **Cefalopodi**, per **G. Jatta**. 1896. 268 pagine con 31 tavole. 120 ℳ — 150 Fr.
17.	24. **Seesterne**, von **Hubert Ludwig**. 1897. 491 Seiten mit 12 Tafeln. 100 ℳ — 125 Fr.
18/19.	25. **Asterocheriden**, von **W. Giesbrecht**. 1899. 217 Seiten mit 11 Tafeln. 80 ℳ — 100 Fr.
	26. **Rhodomelaceen**, von **P. Falkenberg**. 1901. 754 Seiten mit 24 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
20.	27. **Mytiliden**, von **Theodor List**. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 ℳ 150 Fr.
21.	28. **Ichthyotomus sanguinarius**, von **H. Eisig**. 1906. 300 Seiten mit 10 Tafeln. 70 ℳ — 87,50 Fr.
	29. **Rhizocephala**, by **G. Smith**. 1906. 123 pages with 8 plates. 40 ℳ — 50 Fr.
22/23.	30. **Phoronis**, par **M. de Selys-Longchamps**. 1907. 280 pages avec 12 planches. 70 ℳ — 87,50 Fr.
	31. **Protodrilus**, per **U. Pierantoni**. 1908. 226 pagine con 11 tavole. 60 ℳ — 75 Fr.
	32. **Tricladen**, von **J. Wilhelmi**. 1909. 405 Seiten mit 16 Tafeln. 90 ℳ — 111,50 Fr.
24.	33. **Stomatopoden**, erster Teil, von **W. Giesbrecht**. 1910. 250 Seiten mit 12 Figuren u. 11 Tafeln. 50 ℳ — 62,50 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: — **Acanthometriden**, von **W. Schewiakoff** — **Alcyonaceen**, von **G. von Koch** und **R. Müller** — **Peneidi**, per **F. S. Monticelli** e **S. Lo Bianco**.

Um den Subskribenten, die neu hinzutreten wollen, den Bezug der früheren Bände, soweit sie noch vorräthig sind, zu erleichtern, wird einstweilen der Gesamtpreis der Monographien 5—27 inkl. auf **500 Mark** ermäßigt. Für den Bezug einzelner von diesen Monographien sind die Verkaufspreise auf die Hälfte herabgesetzt worden.

Pour faciliter aux nouveaux souscripteurs l'acquisition des volumes précédents le prix des Monographies 5 à 27 incl. prises toutes à la fois, a été réduit à **500 Mark — 625 Fr.** Chacune des Monographies 5 à 27 se vend séparément la moitié du prix indiqué ci-dessus.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 Mark.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixe à 62,50 Fr. par année.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592 Seit.	mit 18 Taf.	29 ℳ	441 ℳ = 551,25 Fr.
II.	1880—81.	530 „	„ 20 „	29 ℳ	
III.	1881—82.	602 „	„ 26 „	41 ℳ	
IV.	1883.	522 „	„ 40 „	59 ℳ	
V.	1884.	580 „	„ 32 „	56 ℳ	
VI.	1885—86.	756 „	„ 33 „	58 ℳ	
VII.	1886—87.	748 „	„ 27 „	56 ℳ	
VIII.	1888.	662 „	„ 25 „	55 ℳ	
IX.	1889—91.	676 „	„ 25 „	58 ℳ	
X.	1891—93.	680 „	„ 40 „	76 ℳ — 95,— Fr.	
XI.	1893—95.	694 „	„ 24 „	58 ℳ — 72,50 Fr.	
XII.	1895—97.	772 Seit.	mit 34 Taf.	(Heft 4 vergriffen).	
XIII.	1898—99.	773 „	„ 13 „	43 ℳ — 53,75 Fr.	
XIV.	1900—01.	629 „	„ 18 „	44 ℳ — 55,— Fr.	
XV.	1902.	683 „	„ 30 „	65 ℳ — 81,25 Fr.	
XVI.	1903—04.	588 „	„ 22 „	47 ℳ — 58,75 Fr.	
XVII.	1904—06.	528 „	„ 33 „	58 ℳ — 72,50 Fr.	
XVIII.	1906—08.	650 „	„ 26 „	58 ℳ — 72,50 Fr.	
XIX.	1908—10.	761 „	„ 19 „	58 ℳ — 72,50 Fr.	
XX.	No. 1—4. 1910—13.	715 „	„ 26 „	68.50 ℳ — 85,65 Fr.	
XXI.	No. 1—7. 1913—14.	612 „	„ 27 „	71.— ℳ — 88,75 Fr.	

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermäßigt — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

1879. Preis 32 ℳ — 40,— Fr.	1884. Preis 36 ℳ — 45,— Fr.
1880. „ 31 ℳ — 38,75 Fr.	1885. „ 36 ℳ — 45,— Fr.
1881. „ 31 ℳ — 38,75 Fr.	1886 bis 1912. Preis jedes Bandes (Jahrgangs) 24 ℳ — 30,— Fr.
1882. „ 32 ℳ — 40,— Fr.	
1883. „ 34 ℳ — 42,50 Fr.	

Autoren- u. Sachregister zu den Berichten für 1886—1890 bearb. von **P. Schiemenz** u. **E. Schoebel**. Preis 16 ℳ — 20 Fr.
Autorenregister zu den Jahresberichten für 1891—1900 bearb. von **E. Hentschel** u. **E. Schoebel**. Preis 12 ℳ — 15 Fr.
Autorenregister für 1901—1910 bearbeitet von **J. Gross** und **P. Mayer**. Preis 16 ℳ — 20 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 ℳ. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, c. à d. à 145 Fr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00051 4109